АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

ТОМ XXIX

4

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА 1944 ЛЕНИНГРАД

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS

ОТВ. РЕДАКТОР АКАДЕМИК *В. Л. КОМАРОВ*
ЗАМ. ОТВ. РЕДАКТОРА *С. Ю. ЛИПШИЦ*
ОТВ. СЕКРЕТАРЬ РЕДАКЦИИ *Е. И. ШТЕЙНБЕРГ*

ТОМ XXIX

4

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА 1944 ЛЕНИНГРАД

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР
JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS

ОТВ. РЕДАКТОР АКАДЕМИК *В. Л. КОМАРОВ*
ЗАМ. ОТВ. РЕДАКТОРА *С. Ю. ЛИПШИЦ*
ОТВ. СЕКРЕТАРЬ РЕДАКЦИИ *Е. И. ШТЕЙНБЕРГ*

ТОМ XXIX

4

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА 1944 ЛЕНИНГРАД

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

акад. *В. Л. КОМАРОВ*, *Л. И. КУРСАНОВ*,
С. Ю. ЛИПШИЦ, акад. *Н. Г. ХОЛОДНЫЙ*,
Е. И. ШТЕЙНБЕРГ

ТОМ 29 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1944 № 4
TOME 29 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1944 № 4

Н. Г. ХОЛОДНЫЙ, Г. Д. ЯРОШЕНКО, А. Л. ТАХТАДЖЯН

К экспериментальной морфологии и тератологии листа

(Получено 11.II.1944)

Экспериментальная морфология растений, развитие которой «за порогом XX столетия» было предсказано К. А Тимирязевым в 1890 г., действительно получила свое начало в работах Боннье, Фёхтинга, Клебса, Гёбеля и др., опубликованных в последние годы XIX в. и в первом десятилетии XX в. Однако эта отрасль ботаники развивалась и развивается значительно медленнее других ботанических дисциплин. Одной из причин такого отставания следует считать недостаточно разносторонний подход к проблемам экспериментальной морфологии растительного организма. До сих пор главные усилия исследователей в этой области были направлены на изучение формативного действия внешних и в первую очередь физических факторов среды, тогда как внутренней среде растения, в особенности химическим ее компонентам, в большинстве случаев уделялось несравненно меньше внимания. Между тем еще Дарвин в своем капитальном труде об изменениях прирученных животных и возделываемых растений, вышедшем в свет 75 лет назад, отчетливо указывал на большое значение, которое должны иметь для морфогенеза и гистогенеза растений изменения в химическом составе веществ, питающих их клетки и ткани. Так, в разделе, посвященном галлам, он пишет: «мы можем считать вероятным, что разные части растения могут изменяться под действием его собственных измененных выделений». Несколько дальше мы читаем: «большие и таинственные перемены в строении [организма]... могут быть определенным следствием химических изменений в питательных соках или в тканях»[1].

В свете этих руководящих указаний великого биолога особенный интерес приобретают попытки некоторых современных ботаников изучить влияние на морфогенез растений тех высокоактивных органических соединений, которые или вырабатываются самим растительным организмом и объединяются в настоящее время под общим наименованием фитогормонов, или синтезируются искусственно в лаборатории и обычно относятся теперь к так называемым «синтетическим ростовым веществам».

Из немногочисленных пока работ этого направления заслуживает быть отмеченной прежде всего работа Лайбаха и Мая. Покрывая ланолиновой пастой с гетероауксином (0.25—0.5%) пазушные почки молодых растений помидора и колеуса и стимулируя развитие этих почек декапитацией главной оси, авторы обнаружили в развитии листьев целый ряд значительных отклонений от нормы, которые выражались в упрощении формы листовой пластинки, срастании нескольких листьев в один и в других изменениях морфогенеза этих органов.

В самое последнее время американские ботаники Хичкок и Циммерман опубликовали результаты своих исследований над новыми синтетическими препаратами ростовых веществ из группы производных феноксиуксусной и трииодобензойной кислот[1]. Применяя тот же метод обмазки частей растения ланолиновой пастой, содержащей названные вещества, а также вводя растворы этих веществ в ткани растений путем опрыскивания их листьев и стеблей или через корни, Хичкок и Циммерман получили ряд замечательных отклонений от нормального органогенеза. Как и в опытах Лайбаха — Мая, наиболее глубокие изменения наблюдались у листьев.

---

[1] Darwin Ch., The variation of animals and plants under domestication, vol. II, p. 264 a. 271, New York, 1899.

Особая отзывчивость морфогенеза листьев на действие ростовых веществ стоит, несомненно, в связи с высокой пластичностью этих органов, часто проявляющейся и в естественных условиях различными изменениями их формы, размеров и строения под влиянием тех или иных внешних факторов. Эта особенно резко выраженная способность листьев реагировать на воздействия внешней и внутренней среды более или менее глубокими анатомо-морфологическими изменениями объясняется прежде всего исключительно большим приспособительным значением этих изменений в жизни большинства растений. Чем шире диапазон возможных вариаций листа — органа, играющего такую большую роль в жизни всего растительного организма,— тем больше шансов имеет этот последний выжить в непрерывно меняющихся условиях внешней среды. Следовательно, естественный отбор должен был действовать в сторону закрепления высокой отзывчивости и пластичности этого органа. С другой стороны, та же особенность может быть рассматриваема как отражение сложной истории предшествующего развития, филогенеза вегетативного листа. Наконец, только при наличии высокой изменчивости лист мог дать начало всем тем разнообразным его дериватам, длинный ряд которых завершается образованиями, специально предназначенными для полового и бесполого размножения.

Все эти соображения делают особенно интересным исследование отклонений от нормального морфогенеза под влиянием ростовых веществ именно у листьев. Представляя собой одновременно вклад в тератологию листа, полученные в этой области данные могли бы, на наш взгляд, до некоторой степени способствовать выяснению механизма нормального морфогенеза этого органа, т. е. изучению действия внутренних химических факторов формообразования, от которых, в конечном счете, в значительной мере зависят размеры, форма и строение всех частей растительного организма.

Опыты, описанные в настоящей статье, были поставлены нами весной и летом 1943 г. в Ереване и Кировакане Армянской ССР. Объектами их служили главным образом нераспустившиеся или только начавшие распускаться почки, а также верхушки молодых растущих побегов различных древесных и травянистых растений. Чтобы ввести ростовые вещества — гетероауксин и альфа-нафтил-уксусную кислоту — внутрь почек и молодых листьев, поверхность этих последних покрывалась ланолиновой пастой, содержащей от 0.5 до 1% активного вещества[2].

Паста готовилась путем растирания в фарфоровой ступке некоторого количества безводного ланолина с равным по весу количеством дистиллированной воды, к которой заранее была прибавлена соответствующая навеска ростового вещества — из расчета на общую массу ланолина и воды. В некоторых опытах отвешенное количество ростового вещества предварительно растворялось (в ступке) в нескольких каплях этилового спирта. В таких случаях к контрольной пасте, содержавшей в других опытах только ланолин и воду, прибавлялось столько же капель спирта.

Так как растворимость в воде гетероауксина и альфа-нафтил-уксусной кислоты ничтожна (порядка нескольких сотых процента), то при указанных выше навесках паста содержала фактически насыщенный раствор этих веществ плюс некоторое количество нерастворившихся кристаллов, которые служили как бы запасом, из которого пополнялось содержание ростовых веществ в растворе по мере поглощения их из пасты тканями опытных растений.

---

[1] С работами Хичкока и Циммермана авторы настоящей статьи, к сожалению, могли познакомиться только по кратким сообщениям о них в American Journal of Botany (Decemb. 1942) и в Biological Abstracts.

[2] Препараты ростовых веществ были получены нами от акад. В. И. Исагуляна (Ереван), Д. П. Снегирева (Сухуми) и А. И. Хримляна (Ереван), которым авторы выражают здесь свою признательность. Примененная в наших опытах альфа-нафтил-уксусная кислота была синтезирована в химической лаборатории Арм. ФАН по способу, предложенному В. И. Исагуляном и описанному им в Известиях Арм. ФАН, № 9—10 (23—24), 1942, стр. 47—51.

В дальнейшем для сокращения будем называть пасту, содержащую гетероауксин, г-пастой, пасту с альфа-нафтил-уксусной кислотой — н-пастой, а контрольную, содержащую только ланолин и воду или воду с несколькими каплями спирта, — к-пастой.

Почки и растущие верхушки растений покрывались тонким слоем пасты обычно в неповрежденном состоянии. Только в опытах с черенками различных видов тополя наружные почечные чешуйки перед опытом осторожно удалялись, так как они непроницаемы для ростовых веществ. Описание полученных нами результатов начнем именно с этих опытов.

Черенки *Populus Simonii, P. nigra* и *P. balsamifera* были нарезаны в середине декабря 1942 г., посажены в мокрый песок и оставлены в холодной оранжерее. Здесь они находились до 18 января 1943 г., когда были перенесены в более теплое лабораторное помещение и установлены на обращенном на юг окне в стаканах с водой.

На рис. 1 изображен молодой побег *Populus balsamifera,* развившийся на черенке из почки, у которой 29 января были удалены наружные чешуйки, после чего вся почка была покрыта с поверхности тонким слоем 1% г-пасты. Зарисовка сделана 6 мая. Как мы видим, действие гетероауксина особенно резко сказалось на росте и развитии нижнего листа, обозначенного на рисунке буквой *d*, который благодаря своему положению в почке, получил наибольшее количество ростового вещества из пасты. Вся его пластинка спирально закручена (вследствие гипонастии) в сверток конической формы. В пластинках листьев *a*, *b* и *c* наблюдается значительно слабее выраженная гипонастия — вследствие действия г-пасты на морфологически нижнюю (в почках наружную) их поверхность — и кое-где деформация края пластинки (лист *a*). Но особенно любопытно значительное удлинение черешков у листьев *b* и *c*, которое сопровождается более или менее резким и неправильным искривлением их. Повидимому, эти явления вызваны непосредственным соприкосновением черешков с пастой, так как у листьев *a* и *d*, у которых пластинки несут явные следы действия гетероуксина, черешки имеют нормальную длину.

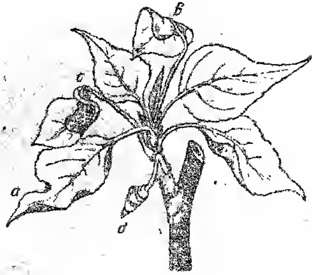


Рис. 1

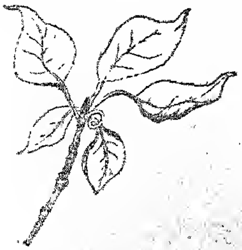


Рис. 2

Высокая отзывчивость растущих листовых черешков тополей на действие ростовых веществ подтверждается и опытами с нанесением пасты прямо на черешки молодых листьев. На рис. 2 мы видим результат одного из таких опытов. У изображенного здесь молодого побега *P. Simonii* черешок одного из листьев (на рисунке нижний справа) 5 марта был покрыт с одной стороны 0.5% г-пастой. Эта операция была повторена 15 марта и 23 апреля. Получился ясно выраженный спиральный изгиб с винтообразным закручиванием черешка около своей оси[1]. Кроме того следует отметить гипонастию пластинки у того же листа и — в более слабой степени — у соседнего сверху. У этого последнего черешок несколько длиннее нормы. На рис. 3 представлен результат одновременно поставленного опыта с другим таким же побегом *P. Simonii*, у которого все листовые черешки были односторонне обмазаны 0.5% г-пастой в те же сроки. Отличие этого опыта от предыдущего заключалось только в том, что перед нанесением пасты на некоторых черешках было сделано по два неглубоких укола иглой в месте обмазки.

Нанесение к-пасты на почки и черешки молодых листьев никакого эффекта не давало.

Из опытов с черенками тополей можно сделать вывод, что у этих растений черешки более чувствительны к действию ростовых веществ, чем листовые пластинки. Этот вывод интересно сопоставить с данными относительно галлообразования у тех же растений. В отличие от большинства других древесных пород, у которых галлообразующие насекомые обычно откладывают свои яички в листовые пластинки, у тополей галлообразование наблюдается почти исключительно на черешках. При этом черешок нередко закручивается винтообразно около своей оси — явление, которое неоднократно отмечалось нами и в опытах с нанесением на черешки тополевых листьев г-пасты.

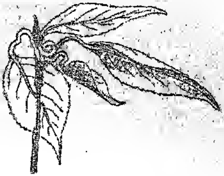


Рис. 3

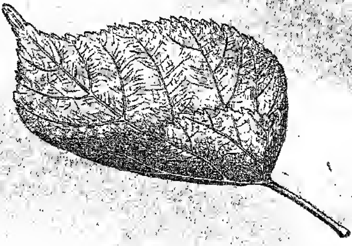


Рис. 4

У других исследованных нами растений мы наблюдали обратное явление: листовые пластинки сильно реагировали на действие ростовых веществ, тогда как черешки обычно не обнаруживали никакой реакции.

Очень интересное изменение формы листовой пластинки наблюдалось нами у *Tilia cordata* — на водяных побегах, выходивших из основания ствола одного старого экземпляра этого вида в Ереване. 30 июня на верхушки нескольких таких побегов была нанесена г-паста. Спустя некоторое время на пяти опытных побегах были обнаружены листья с пластинками совершенно ненормальной для липы формы — воронковидные и щитовидные (рис. 4 и 5); как и следовало ожидать, такому изменению подверглись пластинки только тех листьев, которые в момент нанесения пасты находились еще в состоянии недифференцированных или мало дифференцированных зачатков.

---

[1] На рисунках 1—3 винтообразное закручивание черешков около их собственной оси не изображено.

Наиболее резко выраженные и разнообразные отклонения от нормального морфогенеза листьев под влиянием гетероуксина и альфа-нафтил-уксусной кислоты получились в наших опытах с фасолью (*Phaseolus vulgaris*, сорт Триумф). Семена этого растения были посеяны в открытых парниках в два приема — 18 мая и 21 июня. Спустя 3—4 недели, когда у сеянцев достигали полного развития листья первого (после семядолей) яруса, у некоторых растений верхушки их стеблей покрывались г- и н-пастой; у других стебли декапировались, и паста наносилась на боковые почки в пазухах первой пары листьев; у третьих пастой обмазывались все почки и верхушка без предварительной декапитации. У контрольных растений (декапитированных и недекапитированных) применялась к-паста. Некоторые экземпляры, оставленные для сравнения, не подвергались никакой обработке или только декапитировались. Когда листья из обмазанных почек и верхушек начинали развиваться, за ними велись регулярные наблюдения, а спустя 20—50 дней после нанесения пасты все аномальные листья срезались и гербаризировались.

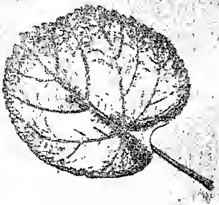


Рис. 5

У контрольных растений каких-либо неправильностей в развитии листьев отметить ни разу не удалось. Нормальный лист изображен на рис. 6.

Растения, подвергнутые действию г- и н-пасты, дали довольно значительное число ненормальных, уродливых листьев. Все они могут быть разделены на две группы. К первой группе относятся те листья, которые к моменту нанесения пасты уже успели пройти первые стадии своего развития и находились в состоянии более или менее сформировавшихся образований. Эти листья занимали в распустившихся верхушках и в боковых почках периферическое положение и при нанесении пасты приходили в непосредственное соприкосновение с ней, причем местом контакта являлась, в первую очередь, та или иная часть листовой пластинки, чаще всего верхушки листочков.

Ко второй группе можно отнести те листья, которые в момент обработки пастой находились еще в состоянии недифференцированных или мало дифференцированных зачатков, состоящих почти целиком из первичной меристемы. Эти листовые зачатки, занимая более центральное положение, были защищены от непосредственного соприкосновения с пастой наружными более старыми листьями и могли получать содержащееся в них ростовое вещество только в виде раствора, диффундирующего по тканям. Иногда, быть может, это вещество проникало к листовым зачаткам и снаружи, по жидкости, появляющейся на поверхности растущих органов в очень влажную погоду. Не подлежит сомнению, что и концентрация ростовых веществ в растворе, проникавшем к этим наиболее молодым листовым зачаткам, была значительно ниже, чем в растворе, омывавшем более старые, периферические листья, так как часть этих веществ по пути неизбежно поглощалась растущими тканями растения.

Морфологические изменения в первой группе листьев не были, естественно, очень глубокими и выражались преимущественно в изменениях формы и размеров пластинок листочков, изменениях, обусловленных нарушением нормального роста этих органов после их сформирования в зачатке. Нами были отмечены следующие отклонения от нормы у листьев этой первой группы.

1. Округление пластинок всех или некоторых листочков, сопровождающееся полным исчезновением заострения апикальной их части.

2. Усиление ассиметрии двух базальных (парных) листочков.

3. Извращение асимметрии у этих листочков: половина пластинки, обращенная к основанию листа, становится меньше противоположной, тогда как у нормальных листьев она всегда развита сильнее (см. рис. 6).

4. Появление асимметрии у непарного, апикального листочка.

5. Более или менее значительное уменьшение размеров пластинки, особенно часто наблюдаемое у непарного листочка.

6. Полная редукция пластинки, иногда сопровождающаяся исчезновением и черешочка с прилистниками. Это явление также чаще всего наблюдалось у непарного листочка, причем в этом случае отмечалось и исчезновение участка главной жилки листа между основанием черешка апикального листочка и местом прикрепления базальных.

7. Образование более или менее глубокой выемки в пластинке листочков, обычно в месте окончания срединной ее жилки. Эта особенность также чаще всего наблюдалась у непарного листочка.

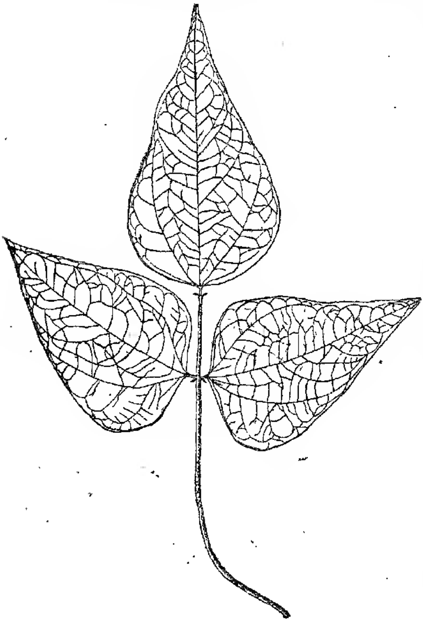


Рис. 6

Появление таких выемок было, повидимому, следствием непосредственного соприкосновения апикальной части листочка с пастой и более или менее значительной задержки роста в этом месте, вызванной действием концентрированного раствора содержащегося в пасте ростового вещества. Об этом свидетельствует постоянное наличие остатков пасты в глубине выемок даже у вполне выросших листьев.

Легко себе представить, что если такое соприкосновение апикальной части листа с пастой произойдет на очень ранней стадии развития листового зачатка, то оно может привести к полному разделению всего листочка на две в морфологическом отношении равноценные и самостоятельные части. Такой случай изображен на рис. 7. Здесь вместо одного апикального мы видим два вполне сформировавшихся листочка, из которых каждый снабжен собственным черешочком и двумя прилистничками. Расщеплению подверглась и вся главная жилка листа, являющаяся продолжением листового черешка, вплоть до места прикрепления базальных листочков. Таким образом лист из тройчатого превратился в пальчато-сложный четверной.

При дальнейшем росте три листочка этого листа, повидимому, снова пришли в соприкосновение с пастой своими верхушками, вследствие чего у всех у них здесь образовались более или менее глубокие выемки. Только один из всех четырех листочков сохранил форму, приближающуюся к нормальной,—с заострением пластинки в апикальной ее части.

Между моментом нанесения на верхушку растения г-пасты и моментом, когда лист, изображенный на рис. 7, был срезан и загербаризирован, прошло всего 20 дней (19.VII—8.VIII). Отсюда можно заключить, что действие ростового вещества, вызвавшее расщепление верхнего листочка, имело место на сравнительно поздней стадии его развития, но все же раньше, чем в листовом зачатке начались процессы интенсивного роста и окончательной дифференцировки его тканей.

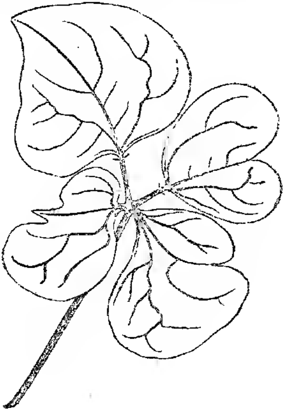


Рис. 7

Таким образом, этот замечательный случай превращения тройчатого листа в четверной, по нашему мнению, должен быть отнесен еще к первой группе наблюденных нами отклонений в формообразовании листьев у *Phaseolus vulgaris*, как крайний пример из числа тех, для которых характерно более или менее сильно выраженное расщепление пластинки листочка.

Листья с описанными семью или восемью типами уродливостей встречались в наших опытах с фасолью довольно часто. Гораздо реже можно было наблюдать уродливости второй группы. На всех опытных растениях (их было около 50) нам удалось найти только два листа, которые подверглись действию ростового вещества, повидимому без непосредственного соприкосновения с пастой и на очень ранней стадии своего развития, когда их зачатки состояли, несомненно, еще из недифференцированной или только начинавшей дифференцироваться образовательной ткани. Один из этих двух листьев, изображенный на рис. 8, был срезан через 50 дней после того, как наружная почка, из которой он развился, была покрыта н-пастой. Несмотря на столь продолжительный срок, он еще не закончил своего роста к концу опыта. Отсюда можно с уверенностью заключить, что в начале опыта зачаток этого листа находился в эмбриональном состоянии, в глубине почки, на вегетационной верхушке, куда альфа-нафтил-уксусная кислота могла проникнуть только путем диффузии через ткани более старых листовых зачатков.

Описываемый лист состоял только из двух листочков, из которых один (на рисунке левый) имел совершенно нормальное строение, свойственное базальным листочкам, тогда как другой (на рисунке правый) обнаруживает явные следы своего образования из двух тесно «сросшихся» между собой листочков—непарного апикального и правого базального. О таком происхождении этого листочка ясно свидетельствует, во-первых, характер прохождения и ветвления проводящей системы в его пластинке (см. рис. 8) и, во-вторых, строение утолщенного черешочка, в котором с одной стороны (верхней) можно видеть довольно толстый тяж сосудисто-волокнистых пучков, направляющихся в апикальный листочек, а с другой (нижней)—более тонкий тяж пучков, принадлежащих правому базальному листочку. Оба эти тяжа совершенно обособлены и соединены между собой только тонкой прослойкой паренхимной ткани. В пластинке особенно интересно происхождение боковых пучков второго порядка, обозначенных буквами *b*. Изгибаясь дугообразно в сторону главной жилки апикального листочка (*a*), они как бы свидетельствуют о том, что и пластинка этого листочка, подобно его черешочку, не вполне утратила свою индивидуальность и что в момент слияния двух зачатков этими органами уже были сделаны первые шаги по пути дифференцировки двух отличных по своей форме и строению листовых образований. Любопытно также, что главная жилка апикального листочка сохранила характерную для нее прямизну, несмотря на изменившееся направление, тогда как главная жилка базального листочка (*c*), как бы подчиняясь действию более сильного «организационного поля» апикальной части листа, сильно изогнулась в ее сторону. Вильчатое раздвоение жилки *d* говорит о происхождении ее из двух слившихся между собой жилок, из которых одна принадлежала апикальному, другая — базальному листочку. Характерно также недоразвитие жилок второго порядка в полосе слияния, т. е. по обе стороны от жилки *d*.

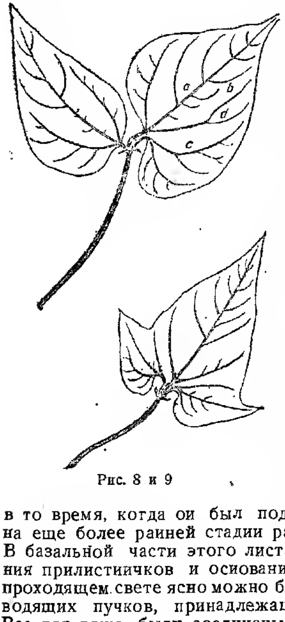


Рис. 8 и 9

Еще более замечательную картину представляет лист, изображенный на рис. 9 и развившийся в течение 35 дней из пазушной почки, которая была покрыта 1% г-пастой. Здесь оба базальных листочка почти полностью слились с пластинкой апикального, и в результате получился цельный лист копьевидной формы, представляющий значительное сходство с листьями проростка фасоли, появляющимися непосредственно после семядолей. Повидимому, зачаток этого листа в то время, когда он был подвергнут действию гетероауксина, находился на еще более ранней стадии развития, чем лист, изображенный на рис. 8. В базальной части этого листа, в промежутке между местом прикрепления прилистничков и основанием пластинки, при рассматривании листа в проходящем свете ясно можно было видеть три самостоятельных тяжа проводящих пучков, принадлежащих трем листочкам этого «слитного» листа. Все три тяжа были соединены прослойками паренхимы, образуя в целом подобие одного общего для всех трех листочков черешка. Из прилистничков можно было отчетливо различить только три.

Оба последние примера позволяют, как нам кажется, высказать предположение, что длительное и диффузное влияние избытка ростовых веществ на листовые зачатки фасоли на самых ранних стадиях их развития приводит к задержке процессов морфологической дифференцировки листа, следствием чего может быть более или менее значительное уменьшение расчлененности листовой пластинки.

Все приведеные в этой статье опытные данные делают вероятным и другой, более общий вывод о том, что и нормальный морфогенез листа в какой-то мере зависит от наличия, концентрации, длительности и характера действия ауксина и других близких к нему «ростовых веществ», притекающих к листовым зачаткам на различных стадиях их развития.

N. G. CHOLODNY, G. D. JAROSHENKO and A. L. TAKHTAJAN

A contribution to the experimental morphology and teratology of the leaf

Summary

The buds and growing apices of caulis of various plants were coated with lanolin paste containing hetero-auxin and alpha-napthyl-acetic acid. The idea was to produce some deviations from normal morphogenesis in leaves and thus to approach the solution of some problems of experimental morphology and teratology. By means of this method it proved possible to call forth diverse disturbances of morphogenesis in leaves of the poplar lime-tree and beans. The leaves developing on the poplar shoots showed lengthening, spiral curving and screw-like coiling of leaf-stalks. In lime-tree shield—and funnel-shaped leaves were obtained. The most variegated deviations from the norm were recorded in beans. More advanced rudiments of this plant displayed changes of the shape and size of the leaflets as well as diminution or (in one case) an increase in number. Leaf rudiments treated with growth substances on the earliest stages of development gave rise to leaves in which individual leaflets fused as it were with one another. In one case there developed a spear-like complete leaf (fig. 9) resembling primitive leaves of the coleoptile of beans which appear directly after the cotyledons.

It is suggested that in normal morphogenesis of the leaf its morphological differentiation likewise largely depends on the presence, concentration and character of action of phytohormones of the auxin type arriving the leaf rudiments as well as on the degree of development of the rudiments at the time when these chemical agents exert their decisive action.

ТОМ 29 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1944 № 4
TOME 29 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1944 № 4

Н. Г. ХОЛОДНЫЙ

Опыление у шалфея липкого — *Salvia glutinosa* L.

(Получено 11.II.1944)

Сто пятьдесят лет назад вышла в свет замечательная книга Христиана Конрада Шпренгеля под заглавием «Раскрытая тайна природы в строении и оплодотворении цветов» (1793). В ней были подробно и точно описаны многочисленные примеры приспособлений к опылению насекомыми цветов различных растений. Эта работа представляла значительный шаг вперед в изучении энтомофилии, на существование которой впервые указал тридцатью годами раньше И. Г. Кёльрейтер (1761).

Однако Шпренгель, по выражению Дарвина, «опередил свой век, и его открытия в течение долгого времени игнорировались» [1]. Его классический труд был извлечен из забвенья только тем же Дарвиным—в его не менее замечательной работе об опылении у орхидей (1862). Особенно отчетливо выяснилась большая ценность наблюдений Шпренгеля после того как Дарвин установил огромное значение перекрестного оплодотворения у высших растений.

К числу наиболее замечательных приспособлений к перекрестному опылению Дарвин относил и описанное впервые Шпренгелем своеобразное строение тычиночного аппарата у шалфея. «Сходное с рычагом действие тычинок у *Salvia*,— пишет он, —... представляет столь же совершенную структуру, как и та, которую можно встретить у какой-либо из орхидей» [2].

Шпренгель подробно описал механизм действия тычинок и весь процесс переноса насекомыми пыльцы из пыльников одних цветов на рыльца других только у двух видов шалфея—*Salvia pratensis* L. и *S. officinalis* L. Согласно его описанию у обоих этих видов цветы протандрические. Пыльца, выброшенная из пыльников в момент удара их по спинной поверхности тела насекомого (шмеля или пчелы) прилипает к ней. При последующих посещениях более старых цветов с длинными висящими вниз столбиками насекомое прикасается к этим последним теми частями своего тела, которые покрыты пыльцой, и оставляет некоторое количество ее на раскрытых рыльцах. У более молодых цветов с созревшей пыльцой, но с не достигшими полного развития пестиками, столбики не свешиваются вниз, и рыльца их закрыты. Таким образом полностью устраняется возможность самоопыления у двух названных видов.

Что касается *S. glutinosa*, то этому виду у Шпренгеля посвящено только несколько строк, в которых он кратко описывает некоторые второстепенные особенности строения цветков этого вида и отмечает, что его цветы посещаются шмелями. Никаких указаний относительно процесса опыления у *S. glutinosa* в работе Шпренгеля мы не находим.

Повидимому, и из многочисленных позднейших авторов, писавших об опылении у шалфея, никто не дал себе труда проверить, насколько данное Шпренгелем описание этого процесса у *S. pratensis* и *S. officinalis* отвечает тому, что в действительности происходит у *S. glutinosa*. Тем не менее в учебниках ботаники, в популярно-научных книгах и даже в специальных монографиях, посвященных экологии цветов, мы нередко встречаем в качестве примера, на котором иллюстрируется сделанное Шпренгелем открытие, именно *S. glutinosa*. Так, например, в «Жизни растений Кернера фон-Марилаун (т. II, стр. 249 и след. русского издания) автор отмечает, что ни у одного из видов обширного рода *Salvia* приспособление тычинок к выгрузке пыльцы путем удара пыльников по спинке насекомого не выражено так ярко, как у липкого шалфея, почему это растение и выбирается им за образец. В дальнейшем автор говорит о процессе опыления у *S. glutinosa*, повторяя в точности описание, данное Шпренгелем для *S. pratensis* и *S. officinalis*. На рисунке, иллюстрирующем это описание, изображены цветы *S. glutinosa* в момент посещения их шмелем. Этот рисунок здесь воспроизводится (рис. 1).

---

[1] Ч. Дарвин, Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире, ОГИЗ — Сельхозгиз, М. — Л., 1939, стр. 15.

[2] Там же.

При внимательном рассмотрении этого рисунка бросается в глаза одна несообразность. Пыльца попадает из наклоненных насекомым тычинок на задвюю, брюшную часть его туловища; при посещении же более старого цветка к столбику прикасается не эта часть, а передний грудной сегмент, на котором пыльцы быть не может, как это следует из верхней части рисунка, изображающей шмеля в момент посещения им более молодого цветка[1].

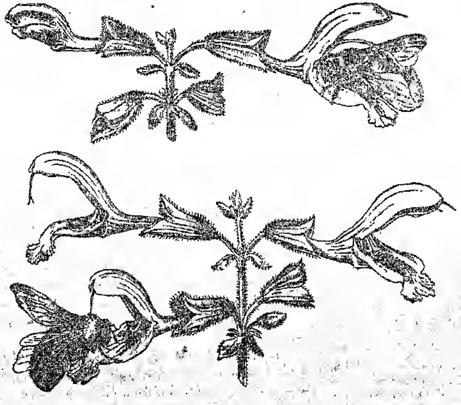


Рис. 1. Опыление у *Salvia glutinosa* по Кернеру

Это незначительное на первый взгляд обстоятельство может все же породить некоторое недоверие к точности описания, которое Кернер дает процессу опыления у *S. glutinosa* и которое вслед за ним повторяют многие другие авторы.

Мне пришлось впервые познакомиться с *S. glutinosa* летом 1943 г. во время экскурсий по лесистым окрестностям г. Кировакана Арм. ССР. Здесь это растение встречается очень часто, образуя большие заросли во влажных местах и особенно густо разрастаясь на небольших лесных полянках с влажной почвой, если они в течение нескольких часов освещаются прямыми солнечными лучами. На таких полянках в августе и сентябре можно было наблюдать интенсивное цветение липкого шалфея и любоваться удивительно точной, безотказной работой «ударного механизма» его цветов при посещении их шмелями.

---

[1] Обращает на себя внимание также неправильное изображение открытого рыльца *S. glutinosa* на рисунке Кернера; ср. наш рис. 2.

Заинтересовавшись процессом опыления у *S. glutinosa*, я скоро мог установить следующие факты.

1. Свисающие вниз столбики вроде того, который изображен Кернером как типичный для «более старых» цветов, встречаются у *S. glutinosa* крайне редко и, повидимому, принадлежат давно уже опыленным, начинающим увядать цветам.

2. Вполне зрелые, открытые и готовые к принятию пыльцы рыльца постоянно наблюдаются и у «молодых цветов» на столбиках, выступающих из верхней губы цветка всего только на несколько миллиметров и расположенных горизонтально или даже слегка приподнятых вверх (см. рис. 2).

3. Наблюдая за посещениями цветов *S. glutinosa* различными видами шмелей и повторяя эти наблюдения сотни раз в различных местах, я ни разу не мог заметить, чтобы насекомое, садясь на цветок, касалось рыльца какой-либо частью своего тела. Расстояние между нижней губой, на которую садится насекомое, и выступающей наружу частью столбика, обычно превышает 2 см, т. е. значительно больше вышины тела самого крупного шмеля. Садящийся на цветок шмель не задевает столбика и своими крыльями. Слетая с цветка, насекомое также не прикасается к столбику никакой частью своего тела.

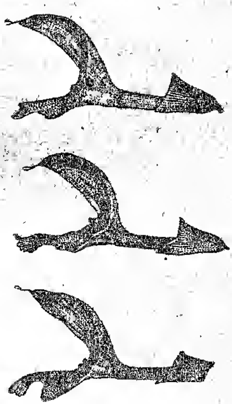


Рис. 2. Три готовых к опылению цветка *Salvia glutinosa* с открытыми рыльцами (фотоснимок с гербарных экземпляров)

4. Пыльца, выбрасываемая из пыльников при ударе их о поверхность тела, действительно попадает только на верхнюю сторону его брюшка или на крылья, если они сложены, где ее легко можно видеть в лупу, но никогда ее не бывает на грудном сегменте. Поэтому передача пыльцы с грудного сегмента на рыльце свисающего столбика невозможна; с брюшком же насекомого рыльце, даже свисающее вниз, ни при каких условиях не может притти в соприкосновение.

5. Несмотря на полное отсутствие прямого контакта между телом насекомого, садящегося на цветок липкого шалфея или уже сидящего на его нижней губе, и рыльцем столбика, выступающего из верхней губы всего на несколько миллиметров, открытые рыльца цветов этого растения в состоянии, изображенном на рис. 2, всегда несут на своей поверхности более или менее значительное количество пыльцы, принадлежащей растениям того же вида. В этом я мог убедиться, рассмотрев в лупу и под микроскопом множество таких рылец.

Наличие пыльцы на рыльцах, никогда не приходивших в соприкосновение с какой-либо частью тела шмелей, посещающих цветы *S. glutinosa* и являющихся, несомненно, главным, если не единственным, опылителем этого растения, долго представлялось мне непонятным и загадочным. Решение этой загадки было найдено в одно солнечное сентябрьское утро, когда я наблюдал за шмелями, усердно трудившимися около цветов в густой заросли липкого шалфея, расположенной на крутом лесистом склоне. Растения были освещены косыми лучами солнца, и их цветы проектировались на темном фоне глубины леса. Благодаря такому освещению мне удалось заметить, что за шмелем, только что слетевшим с цветка, в воздухе осталось легкое облачко тончайшей пыли.

Это наблюдение, которое затем я имел возможность повторить еще несколько раз при благоприятных условиях освещения, сразу открыло мне глаза на действительный механизм опыления у *S. glutinosa*. Оказалось, что перенос пыльцы с поверхности тела шмеля на рыльца цветов этого растения происходит не путем непосредственного контакта рылец с какой-либо частью тела насекомого, а через воздух, благодаря тому, что в момент взлета шмеля с нижней губы цветка его мощные крылья вызывают образование воздушного вихря, поднимающего в воздух часть пыльцы, находящейся на брюшке и крыльях насекомого. Некоторые из пыльцевых зерен, оторванные этим вихрем от тела шмеля, затем оседают на поверхность расположенного поблизости рыльца. Так как каждый цветок посещается шмелями многократно, то успех такого способа опыления обеспечен.

Далее не трудно было сообразить, что при такой передаче пыльцы через воздух больше всего шансов попасть на рыльце при посещении шмелем того или иного цветка имеют не те пыльцевые зерна, которые только что попали на поверхность тела насекомого и находятся еще во влажном состоянии, а те, которые были выброшены из пыльников других, ранее посещенных цветов и, следовательно, имели возможность подсохнуть, находясь на спинке шмеля во время его полета. Известно, что влажную пыль, прилипшую к поверхности одежды, трудно удалить сдуванием; после высыхания ту же пыль сдуть гораздо легче, так как частицы ее становятся легче, а силы прилипания, удерживающие эти частицы на поверхности ткани, значительно ослабевают.

Из этого следует, что передача пыльцы рыльцам цветов путем ее «взвихрения» в значительной мере гарантирует перекрестное опыление у *S. glutinosa*: пыльцевые зерна из тяжелой массы слипшейся свежей пыльцы, только что полученной насекомым из пыльников, не могут сразу подняться в воздух и попасть на рыльце своего же цветка. Конечно, спустя несколько минут, по мере подсыхания, они начнут отрываться и взлетать, но в это время шмель будет находиться уже около других цветов.

Весьма вероятно, что некоторая часть пыльцевых зерен сметается воздушными токами с поверхности тела насекомого во время его перелетов на более значительные расстояния от одного растения к другому и таким образом «тратится непроизводительно». Однако не подлежит сомнению, что в момент взлета насекомое должно работать крыльями особенно энергично, да и характер их движения должен быть несколько иным, чем среди быстрого полета, когда встречный ток воздуха позволяет летящему насекомому почти не затрачивать энергии на преодоление силы тяжести. Поэтому весьма вероятно, что именно в момент взлета отрывается и уносится в воздух наибольшее количество пыльцы, приставшей к брюшку и крыльям насекомого.

В связи с этим некоторое особое значение, может быть, следует приписать и тем липким железкам, которые, как известно, густо покрывают всю поверхность верхней части стеблей *S. glutinosa* и всех сидящих на них органов, включая и цветы. У цветов совершенно свободны от железистых волосков только внутренняя сторона околоцветника, а также тычинки и пестики. Обычно этим железкам с их необычайно липким выделением приписывают роль средства защиты от различных «непрошенных гостей», которые могли бы повредить цветы *S. glutinosa*, посещая их с целью полакомиться содержащимися в них нектаром и пыльцой. И действительно, вся поверхность этого растения, покрытая железками, всегда усеяна трупами различных насекомых, начиная от муравьев и мелких комаров и кончая крупными мухами, жуками и уховертками. Но наряду с этим мне приходилось много раз наблюдать, как более крупные из шмелей, которые, садясь на цветок *S. glutinosa*, охватывают своими длинными ножками наружную часть околоцветника, прилипают к ней и затем бывают вынуждены довольно долго работать крыльями на одном месте, прежде чем им удастся освободить свои конечности и взлететь. Легко себе представить, что при этом от поверхности тела насекомого должно отделяться большее количество пыльцы, чем при обычном свободном взлете.

Если принять наше заключение, что передача пыльцы с поверхности тела насекомого на рыльца цветов *S. glutinosa* совершается не путем контакта, а через воздух, и что именно таким способом в данном случае обеспечивается перекрестное опыление, то становятся понятными и некоторые особенности в строении цветка этого растения. Я имею в виду, во-первых, большой угол расхождения между верхней и нижней губой, чем обусловливается значительное расстояние между выдающимся наружу концом столбика и спиной сидящего на нижней губе шмеля, и во-вторых, сравнительно ничтожную разницу в длине верхней губы и столбика, вследствие чего этот последний обычно выступает наружу не больше, чем на 5 мм. С точки зрения прежних представлений об опылении у *Salvia glutinosa*, которых придерживается Кернер, а вслед за ним и все другие ботаники, обе эти особенности явно не целесообразны, так как они крайне затрудняют или даже делают невозможным непосредственное соприкосновение между рыльцами цветов и пыльцой, находящейся на поверхности тела насекомого-опылителя. Наоборот, теперь, когда мы знаем, что опыление происходит через воздух, легко понять, что обе указанные особенности строения цветов шалфея представляют собой специальные приспособления, значение которых заключается именно в том, чтобы сделать невозможным контакт между телом массивного насекомого или его крыльями и нежным кончиком столбика, выступающим из верхней губы. Ясно, что при таком контакте, особенно при ударе быстро движущихся крыльев, рыльце и верхняя часть столбика легко могли бы получить сильные повреждения.

Просматривая литературу по вопросу об опылении у шалфея, я встретил в «Handbuch der Blütenbiologie» П. Кнута (II Bd., S. 231) следующее любопытное замечание, относящееся к *S. glutinosa*: «Лёв (Loew, Ber. d. d. bot. Ges., IV, 1886, S. 128, 129) наблюдал в Берлинском ботаническом саду *Bombus hortorum* L. как посетителя [цветов *S. glutinosa*]; повидимому, однако, оплодотворение не всегда имело место, так как Лёв заметил, что осенью (в середине сентября) один самец этого вида при следовавших одно за другим посещениях приблизительно пятидесяти цветов одного и того же растения ни разу не коснулся кончика столбика своей спиной, густо покрытой пыльцой». Это наблюдение Лёва частично подтверждает мои данные, сообщенные в этой статье. Однако автор не сделал из него надлежащих выводов.

Заканчивая это краткое сообщение, я хотел бы указать на то, что установленные в нем новые факты относительно опыления у одного из видов *Salvia* наводят на мысль о необходимости проверки данных, относящихся к другим видам этого рода. Не играет ли и у них какой-либо роли перенос пыльцы с тела насекомых опылителей на рыльца пестиков воздушными токами, возникающими в момент взлета насекомого с «посадочной площадки» на нижней губе цветка?

N. G. CHOLODNY

Pollination in *Salvia glutinosa* L.

Summary

The description of the pollination process in *Salvia glutinosa* given in Kerner's «Life of plants» and adopted since then by numerous students is incorrect. The bumble-bee which visits the flowers of this plant does in no way touch the stigma and style. Drooping styles occur only in long pollinated flowers which begin to wither. In the styles protruding from the upper labium by several millimeters only (cf. fig. 2) the stigmata are often opened with the pollen grains of *S. glutinosa* adhering to them.

In flushing from the «landing ground» on the labium of the flower the bumble-bee produces by his wings a whirl, which tears down the pollen grains sticking to the upper surface of its abdomen or to its wings. In the air there forms a sort of a «pollen cloud». Some of the grains settle down on the stigma.

Cross pollination is ensured by the fact that fresh pollen just gathered by the bumble-bee has a greater specific weight owing to its humidity and better adheres to the body of the insect than the earlier collected pollen which has already dried.

Some peculiarities in structure of the flower *S. glutinosa* (large angle between the upper and lower labium and the position of the upper part of the style) are special devices preventing direct contact between the stigma and the insect which would have otherwise easily injured the tender stigma by the strokes of its wings or by contact with its massive body.

A revision of the data relating to pollination in other *Salvia* species is suggested.

И. А. ЛИНЧЕВСКИЙ и А. В. ПРОЗОРОВСКИЙ

К познанию растительности Афганистана

(Получено 4.IV.1944)

I

Афганистан давно привлекает к себе большой интерес ботаников, как одна из стран, расположенных между гигантскими горными поднятиями Гималаев с их богатейшей флорой и растительностью, и пустынными, с бедной, но своеобразной флорой областями передней Азии. Однако флоре и растительности Афганистана до настоящего времени посвящено весьма небольшое количество работ, и среди ботаников принято считать Афганистан почти неисследованной страной.

Настоящая статья является попыткой дать в сжатой форме характеристику растительности Афганистана, как она представляется на основании изучения ботанической и географической литературы по этой стране, а также по смежным с Афганистаном областям сопредельных стран.

Заинтересовавшись растительностью Афганистана, авторы в течение года работы просмотрели значительное количество (до 250 названий) литературы, кроме ботанических работ главным образом различных географических очерков и описаний путешествий, в результате чего летом 1941 г. ими была закончена в первом варианте рукопись «Очерк растительности Афганистана», объемом около 15 печатных листов. Настоящая статья, написанная И. А. Линчевским в 1944 г., заключает в себе ряд данных из названной рукописи, почему в качестве соавтора здесь указан покойный А. В. Прозоровский.

Как видно из прилагаемого в конце статьи списка ботанической литературы, из 35 названий работ лишь 18 [1–3, 6, 8, 11, 13, 19–22, 24, 27–29, 30, 32, 35] относятся непосредственно к территории Афганистана; из этих работ только 10 [1–3, 19, 21, 27–28, 30, 32, 35] содержат материалы о растительности, а остальные имеют преимущественно флористический характер и использовались лишь в небольшой части, поскольку данные о местонахождениях того или другого растения позволяют косвенно судить о характере растительности того или другого района.

Просмотр большой географической литературы добавил сравнительно немного к сведениям, имеющимся в ботанических работах, так что весь в целом материал о растительном покрове Афганистана, собранный из всех возможных источников, мог дать только разрозненные отрывочные представления о растительности этой страны, причем многие районы оставались вовсе неосвещенными.

Именно этот характер материала и определил принятый в дальнейшем авторами метод работы — возможно более широкого привлечения данных о растительности сопредельных с Афганистаном стран (СССР, Иран, Индия) и широкой экстраполяции этих данных на территорию Афганистана, при постоянном корректировании получаемых выводов имеющимися фактическими материалами. В этом же плане были использованы материалы наблюдений 32 метеорологических станций, расположенных в Афганистане и смежных с ним странах (Афганистан — 2 станции, СССР — 23, Индия — 5, Иран — 2).

В результате всего этого у авторов составились определенные представления о растительности Афганистана и была разработана схема геоботанического районирования, в кратких чертах излагаемые в настоящей статье.

II

Афганистан представляет собой в основном высокогорную страну. Наиболее высокой его частью является северо-восточный угол (район Вахана), где находится восточная часть хребта Гиндукуш, превышающего здесь 5000 м высоты над уровнем моря. От этого высокогорного узла веером расходятся горные цепи, постепенно снижающиеся на периферии (на севере, западе, юге и юго-востоке), к которым примыкают на севере равнины Афганского Туркестана (300—400 м над ур. м.), на юге и юго-западе — пустынные равнины Дешти-марго, Регистана и Сейстана (500—800 м над ур. м.), а на востоке вклинивается небольшой почти равнинный район — Джелалабадская низменность, представляющая обширную межгорную долину р. Кабул (около 600 м над ур. м.).

Резко выраженный горный рельеф Афганистана с амплитудами колебания абсолютных высот от 300 до 5000 м над ур. м. естественно обусловливает наличие вертикальной поясности растительности, подобно тому, как это наблюдается во всех горных странах.

Однако все имеющиеся в распоряжении авторов фактические данные показывают, что нельзя говорить о какой-то единой для всего Афганистана поясной схеме и что, несмотря на сравнительно небольшое меридиональное и широтное протяжение страны, здесь четко выделяется несколько областей (регионов) с своими особыми типами вертикальной поясности.

Этот вывод не является принципиально новым, так как рядом ботаников в последнее время особенно резко подчеркнуты аналогичные факты, в частности и для гор Средней Азии (М. Г. Попов, Е. П. Коровин, Н. Ф. Гончаров и др.); растительность Афганистана является в этом отношении только еще одним хорошим примером, вновь показывающим, что появившееся в последнее время стремление к аналитическому изучению явлений вертикальной поясности есть единственно правильный путь развития этого раздела геоботаники. Конечно это совершенно естественно, так как в горных странах, в еще большей степени, чем на равнинах, еще более резко, чем там, проявляются явления региональности, связанные в первую очередь с различными климатическими условиями разных участков территории.

Анализируя климат Афганистана, авторы установили, что несмотря на общие континентальные условия большей части страны, обусловленные положением ее вдали от морских берегов, в Афганистане могут быть выделены четыре существенно отличающиеся друг от друга климатические области, соответствующие описываемым ниже (в гл. III) геоботаническим областям, а именно: Южно-туркестанской эфемеровой, Афгано-иранской пустынной, Центрально-азиатской пустынной и Индо-гималайской лесной областям.

Некоторые черты климата этих областей могут быть характеризованы следующей таблицей (стр. 116)[1].

Как видно из таблицы, первые две области — Южно-туркестанская эфемеровая и Афгано-иранская пустынная, занимающие в пределах Афганистана около 90% его территории, хотя и более или менее сходны между собой, отличаются в то же время существенными количественными климатическими признаками.

Центрально-азиатская пустынная область, занимающая в пределах Афганистана небольшой участок на северо-востоке, по границе с советским Памиром, имеет совершенно особый, крайне суровый, типично континентальный, высокогорный климат.

Наконец, Индо-гималайская лесная область, занимающая в пределах Афганистана не более 10% его территории, характеризуется в своем афганском участке чрезвычайно мягким, типично субтропическим климатом, обусловленным влиянием на эту часть Афганистана влажного индийского муссона.

III

Растительность Афганистана, как и всякой другой страны, несет на себе резкий отпечаток климатических условий. Территориальное преобладание областей с пустынным типом климата определяет территориальное господство в Афганистане пустынных ландшафтов.

Афганистан нередко называют «страной камней и скал», подчеркивая этим господство в ландшафте мертвой природы. Один из древних завоевателей Афганистана, великий могол Бабер дает ему такую характеристику: «Горы Афганистана имеют вид однообразный, высоты — средние, почва — обнаженная, воды — редки, растительности — никакой, физиономия печальная и строгая».

Все исследователи Афганистана отмечают, что растительные ландшафты большей части страны бедны и унылы и несколько оживляются лишь весной, когда зеленеет трава и появляется много ярких цветов. Однако яркая зелень и красочность ландшафта исчезают мгновенно, как только влажная короткая весна сменяется сухим и жарким летом.

Резкие сезонные смены ландшафтов наиболее характерны для низких — равнинных и предгорных частей Афганистана, но общий характер этой сезонности прослеживается во всех высотных поясах, во всех типах растительности, за исключением немногих участков с другими типами климата.

Резкая климатическая сезонность вызывает широкое развитие в Афганистане своеобразной пустынной растительности, составленной преимущественно группировками полукустарников и небольших кустарников, распространенных по всему профилю гор — от их подножий до высокогорных областей. Травянистая растительность развита в Афганистане значительно меньше, имеет в основном также пустынный характер и в меньшей степени — степной и луговой. Древесная и кустарниковая растительность распространена в Афганистане еще меньше, встречаясь только в немногих местах.

В литературе отсутствуют подробные описания растительности Афганистана, в частности нет почти никаких данных о растительных группировках и их составе. Поэтому авторы в большинстве случаев могли только предположительно наметить наиболее характерные (по их мнению) для Афганистана растительные группировки или их комплексы, основываясь при этом главным образом на сравнительном анализе данных по сопредельным странам и сведениях об отдельных местонахождениях того или другого растения в Афганистане.

Результаты этого анализа кратко излагаются ниже в виде перечисления основных растительных группировок (и их комплексов), которых можно ожидать в Афганистане; перечень группировок дается по трем основным типам растительности Афганистана: 1) пустынная растительность, 2) травянистая растительность, 3) древесная и кустарниковая растительность.

---

[1] Цифры таблицы получены путем вычислений, на основании разработанной авторами шкалы градиентов для основных элементов климата, и даны округленно.

Климатические показатели для разных высот над ур. м.	Геоботанические области						
	Южно-туркестанская эфемеровая		Афгано-иранская пустынная		Центрально-азиатская пустынная	Индо-гималайская лесная	
	500—800 м	1 500—2 500 м	500—800 м	1 500—2 500 м	3 000—4 000 м	500—800 м	1 500—2 500 м
1. Среднее годовое количество осадков	200 мм	500 мм	100 мм	300 мм	60 мм	500 мм	> 800 мм
2. Месяцы с максимальным количеством осадков	XII—IV—90%	XII—IV	III—IV—50%	III—IV—50%	VI—VII—40%	VII—VIII—30%	Распределение осадков более или менее равномерное
3. Месяцы с минимальным количеством осадков	VI—IX	VI—IX	VII—X	VI—IX	XI—I	V—VI	
4. Продолжительность снегового покрова	Иногда около 1 мес.	2—2.5 мес.	Постоянный покров отсутствует	2—2,5 мес.	6—7 мес.	Отсутствует	1 5—(3) мес.
5. Средняя годовая температура	+14° +17°	+4° +10°	+21° +23°	+10° +14°	около 0°	+20°	+10° +12 5°
6. Средняя температура самого холодного месяца	+1° +3° (1)	−1.5°—4° (I)	+5° +9° (1)	−1° −2.5° (1)	−10°—13° (I)	+7.5° +9° (1)	Около 0° (1)
7. Абсолютный минимум температуры	−16°—33°	−20° (?)	−6°	−20° (?)	−46°	−2°	−10° (?)
8. Средняя температура самого теплого месяца	+28° +30° (VI—VII)	+17°+23° (VII)	+33° +35° (VII—VIII)	+20° +24° (VII—VIII)	+15° (VII—VIII)	+30° (VII)	+20°+23°(VII)
9. Абсолютный максимум температуры	+42° +45°	?	+47° +48°	?	+30°	+40° +45°	?
10. Продолжительность безморозного периода	300 дней	150—200 дней	300—330 дней	150—200 дней	100 дней	> 350 дней	> 200 дней

ПУСТЫННАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Пустынные растительные группировки характеризуются господством засухоустойчивых полукустарничков, кустарничков (нередко подушковидных), полукустарников и кустарников, реже — древовидных растений. У полукустарничков и полукустарников часть однолетних побегов в конце вегетационного периода отмирает. У всех растений ярко выражены приспособления к существованию в условиях засухи.

Образуемые этими растениями группировки обычно очень разрежены (покрытие поверхности почвы менее 50%, часто около 10%).

Кроме этих растений, для пустынной растительности характерно иногда довольно обильное развитие однолетних (эфемеры) и многолетних луковичных и корневищных (эфемероиды) растений, вегетирующих только в течение влажного периода (в теплых районах — с осени), а также некоторых засухоустойчивых многолетников; в условиях сильного засоления почв развиваются своеобразные сочные однолетние растения — солянки.

В Афганистане можно выделить следующие группы формаций пустынной растительности: А — пустынно-полукустарничковая растительность, Б — пустынно-полукустарниковая и кустарниковая растительность, В — трагантовая растительность, Г — пустынно-однолетне-солянковая растительность.

А. Пустынно-полукустарничковая растительность

1. Чистые полынники (*Artemisia herba alba*); равнины южного и западного Афганистана.

2. Боялычевые полынники (*Artemisia cina*, *Salsola arbuscula*, *S. foetida*, *Arthrophytum Griffithii*, *A. salicornioides*); равнины южного и западного Афганистана.

3. Эфемероидные полынники (*Artemisia cina*, *A. herba alba*, *A. turanica*, *Poa bulbosa*, *Carex pachystilis*); северный Афганистан и предгорья западного и южного Афганистана.

4. Песчано-эфемероидные полынники (*Artemisia herba alba*, *A. turanica*, *Carex physodes*, *Stipa Hohenackeriana*, *S. Szovitsiana*, *Ferula badrakema*, *Dorema Aitchisoni*); равнины северо-западного и западного Афганистана.

5. Трагантовые полынники (*Artemisia cina*, *A. herba alba*, *Acantholimon*, *Acanthophyllum*, *Astragalus* sect. *Tragacantha*, *Eurotia ceratoides*, *Noaea spinosissima*); предгорья северного, западного и южного Афганистана.

6. Саксаульчиково-терескеновые полынники (*Artemisia cina*, *Eurotia ceratoides*, *Arthrophytum vakhanicum*, *Poa bulbosa*); северный, восточный (Бадахшан) и южный Афганистан.

7. Ковыльно-трагантовые полынники (*Artemisia*, *Acantholimon*, *Stipa Szovitsiana*, *Astragalus lasiosemius*, *Ferula gigantea*, *F. schugnanica*, *F. Iaeschkeana*, *Prangos pabularia*, *Trigonella Griffithii*); высокогорья восточного Бадахшана и центрального Афганистана.

8. Терескеновые полынники (*Artemisia Skornjakowii*, *A. Lehmanniana*, *Eurotia ceratoides*); высокогорья Вахана и центрального Афганистана.

9. Ковыльные полынники (*Artemisia Skornjakowii*, *A. Lehmanniana*, *Stipa orientalis*, *S. caucasica*, *Eurotia ceratoides*, *Acantholimon diapensioides*; *Trigonella Griffithii*); высокогорья Вахана и центрального Афганистана.

10. Чистые терескенники (*Eurotia ceratoides*); высокогорья Вахана.

11. Саксаульчиково-полынные терескенники (*Eurotia ceratoides*, *Arthrophytum vakhanicum*. *Artemisia cina*); восточный Бадахшан и центральный Афганистан.

12. Ковыльные терескенники (*Eurotia ceratoides*, *Stipa orientalis*); восточный Бадахшан, Вахан и центральный Афганистан.

13. Осоковые терескенники (*Eurotia ceratoides*, *Carex duriusculiformis*)' восточный Бадахшан, Вахан и центральный Афганистан.

14. Чистые боялычники (*Salsola arbuscula*, *Artemisia*, *Reaumuria fruticosa*); равнины западного и южного Афганистана.

15. Саксаульчиковые группировки (*Arthrophytum leptocladum*, *A. Griffithii*, *A. salicornioides*); северный, западный и южный Афганистан.

16. Сарсазанники (*Halocnemum strobilaceum*); солончаки равнинных районов Афганистана.

17. Поташниковые группировки (*Kalidium caspicum*); вместе с предыдущими.

18. Шведковые группировки (*Suaeda microphylla*, *Aeluropus littoralis*, *Salsola*); вместе с предыдущими.

Б. Пустынно-полукустарниковая и кустарниковая растительность

1. Осоковые белосаксаульники (*Haloxylon persicum*, *Carex physodes*, *Ferula*, *Dorema*, *Calligonum*, *Astragalus* sect. *Ammodendron*); пески северного и южного (?) Афганистана.

2. Полынные белосаксаульники (*Haloxylon persicum*, *Artemisia herba alba*); пески юго-западного Афганистана.

3. Джузгуновые белосаксаульники (*Haloxylon persicum*, *Calligonum*, *Ammodendron*, *Astragalus* sect. *Ammodendron*, *Aristida pennata*); пески северного и южного (?) Афганистана.

4. Джузгунники (*Calligonum*, *Ammodendron*, *Astragalus* sect. *Ammodendron*, *Aristida*), пески северного и южного (?) Афганистана.

5. Чистые черносаксаульники (*Haloxylon aphyllum*, *Halimocnemis*, *Salsola*, *Halocharis*); юго-западный Афганистан.

6. Полынные черносаксаульники (*Haloxylon aphyllum, Artemisia herba alba*); юго-западный Афганистан.

7. Зигофильники (*Zygophyllum atriplicoides*); предгорья и низкогорья северного, западного и южного Афганистана.

В. Трагантовая растительность

1. Трагантово-эспарцетовые группировки (*Onobrychis echidna, Acantholimon, Astragalus* sect. *Aegacantha*); высокогорья Бадахшана и центрального Афганистана, а также хребет восточный Сефид-кух.

2. Трагантово-акантолимоновые группировки (*Acantholimon, Astragalus* sect. *Aegacantha* и *Tragacantha, Gypsophila*); высокогорья Бадахшана и центрального Афганистана.

Г. Пустынно-однолетне-солянковая растительность

1. Однолетне-солянковые группировки (*Salsola*); засоленные почвы северного, западного и южного Афганистана.

2. Солеросовые группировки (*Salicornia herbacea*); там же, где и предыдущие.

3. Гамантусовые группировки (*Gamanthus gemocarpus*); там же, где и предыдущие.

ТРАВЯНИСТАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Слагается в основном многолетними (реже однолетними) травами и довольно широко распространена в Афганистане.

В нижних поясах гор и на их подножьях представлена преимущественно группировками низкорослых эфемеров и эфемероидов, в период максимального развития напоминающими луга. В более высоких поясах возрастает количество высоких травянистых растений, вегетирующих значительно дольше, почему слагаемые ими группировки нередко называют степями (например «пырейно-разнотравные степи»). В высокогорьях травянистая растительность играет также довольно большую роль и представлена, кроме горных лугов, также настоящими степными группировками и группировками своеобразных засухоустойчивых и эфемероидных (зонтичных) многолетников. Травянистая растительность (луговая) развита также во всех речных долинах и озерных впадинах.

В Афганистане можно выделить следующие группы формаций травянистой растительности: А — лугообразная эфемеровая растительность, Б — лугообразная эфемероидная растительность, В — дерновинно-злаковые степи, Г — жестколистно-разнотравная растительность, Д — луга.

А. Лугообразная эфемеровая растительность

1. Разнотравно-злаковые группировки (*Vulpia myuros, Aegilops triuncialis, Ae. squarrosa, Bromus oxyodon, Aphanopleura capillifolia, Medicago rigidula, Poa bulbosa, Carex pachystilis*); лессовые предгорья северного Афганистана.

2. Эгилопсовые группировки (*Aegilops triuncialis. Ae. squarrosa, Hordeum bulbosum, Codonocephalum grande, Eremurus Olgae*); лессовые предгорья северного Афганистана.

Б. Лугообразная эфемероидная растительность

1. Эфемерово-осоково-мятликовые группировки (*Poa bulbosa, Carex pachystilis, Trigonella grandiflora, Malcolmia turkestanica, Alyssum desertorum, Papaver pavoninum*); лессовые предгорья северного Афганистана.

2. Крупнотравно-осоково-мятликовые группировки (*Poa bulbosa, Carex pachystilis, Phlomis bucharica, Psoralea drupacea, Cousinia polycephala, Convolvulus subhirsutus*); лессовые предгорья северного Афганистана.

3. Песчано-осоковые группировки (*Carex physodes, Aphanopleura leptoclada, Delphinium camptocarpum, Bromus tectorum*); заросшие пески северного Афганистана.

4. Разнотравно-пырейные группировки (*Agropyrum trichophorum, Codonocephalum grande, Ferula, Eremurus Olgae*); горы северного Афганистана.

5. Разнотравные группировки (*Codonocephalum grande, Elemurus Olgae, Agropyrum trichophorum*); горы северного Афганистана.

6. Камолевые группировки (*Ferula Iaeschkeana, Artemisia, Rheum, Eremurus*); высокогорья восточного Афганистана (Сефид-кух), возможно центральный Афганистан (Гиндукуш).

7. Югановые группировки (*Prangos pabularia*); центральный Афганистан (Гиндукуш).

В. Дерновинно-злаковые степи

1. Разнотравно-типчаковые степи (*Festuca sulcata, Geranium, Potentilla, Polygonum, Nepeta*); Бадахшан и высокогорья центрального Афганистана.

2. Ковыльно-типчаковые степи (*Festuca sulcata, Stipa kirghisorum, S. orientalis, S. caucasica, Geranium, Nepeta*); там же, где и предыдущие.

3. Кузиниево-типчаковые степи (*Festuca sulcata, Cousinia, Geranium, Arenaria, Polygonum*); там же, где и предыдущие.

4. Трагантово-типчаковые степи (*Festuca sulcata, Acantholimon, Astragalus, Onobrychis, Stipa caucasica*); там же, где и предыдущие.

5. Полынно-типчаковые степи (*Festuca sulcata, Artemisia Lehmanniana, A. Skornjakowii*); там же, где и предыдущие.

6. Юганово-овсяницевые степи (*Festuca spadicea, Prangos pabularia, Pyramidoptera cabulica*); высокогорья центрального Афганистана.

Г. Жестколистно-разнотравная растительность

1. Субальпийские кузинники (*Cousinia trachyphylla, C. racemosa, C. elegans, C. carthamoides, Polygonum, Alopecurus, Bromus, Astragalus* sect. *Aegacantha*); высокогорья центрального и восточного (Сефид-кух) Афганистана.

2. Альпийские кузинники (*Cousinia pannosa, C. Trollii, C. xanthophoenicea, Oryzopsis, Nepeta, Geranium, Poa*); высокогорья центрального и восточного (Нуристан) Афганистана.

Д. Луга

1. Разнотравно-злаковые низкотравные луга (*Atropis subspicata, Poa, Oxytropis savellanica, Potentilla, Cerastium, Gnaphalium*); высокогорья северного и центрального Афганистана.

2. Разнотравные (низкотравные) луга (*Oxytropis savellanica, Atropis subspicata, Cerastium, Ranunculus, Potentilla, Draba*); высокогорья центрального и восточного (Сефид-кух) Афганистана.

3. Кобрезиевые луга (*Cobresia pamiroalaica, C. capillifolia, C. Royleana*); высокогорья Бадахшана, Вахана и центрального Афганистана.

4. Осоковые луга (*Carex orbicularis, C. pseudofoetida, C. melanantha, Blismus compressus, Trifolium repens*); высокогорья Бадахшана и центрального Афганистана.

5. Разнотравно-злаковые высокотравные луга (*Alopecurus, Agropyrum, Bromus, Dactylis glomerata, Oryzopsis, Polygonum, Geranium, Nepeta*); высокогорья Бадахшана, центрального и восточного Афганистана.

6. Разнотравные (высокотравные) луга (*Polygonum bucharicam, P. rumicifolium, Alopecurus, Poa, Geranium, Nepeta, Ferula, Prangos, Cousinia*); там же, где и предыдущие.

7. Кияковые луга (*Elymus dasystachys*); речные долины высокогорий Вахана и Бадахшана.

8. Ажрековые луга (*Aeluropus littoralis*); солончаки и приозерные впадины западного и южного Афганистана.

9. Свинороевые луга (*Cynodon dactylon*); речные долины, иногда склоны лессовых холмов (северный Афганистан).

10. Уруковые луга (*Calamagrostis*); пойма р. Аму-дарьи в северном Афганистане.

11. Кзыл-кияковые луга (*Imperata cylindrica, Phragmites communis, Glycyrrhiza glabra, Erianthus purpurascens*); пойма р. Аму-Дарьи и, вероятно, других рек.

12. Каламовые луга (*Saccharum spontaneum, Phragmites communis, Calamagrostis*); там же, где и предыдущие.

13. Разнотравные (равнинные) луга (*Glycyrrhiza glabra, Erianthus purpurascens*); там же где и предыдущие.

14. Болотные высокотравные луга (*Typha, Juncus, Scirpus*); речные долины и озерные впадины.

15. Тростниковые группировки (*Phragmites communis, Arundo donax*); там же, где и предыдущие.

16. Луховые группировки (*Erianthus parpurascens, Imperata cylindrica, Phragmites communis, Glycyrrhiza glabra*); речные долины, иногда (северный Афганистан) лессовые холмы.

ДРЕВЕСНАЯ И КУСТАРНИКОВАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Леса и кустарниковые заросли являются характерным элементом ландшафта только в восточной, пограничной с Индией части Афганистана (Нуристан и хребет Сефид-кух), относимой нами к Индо-гималайской лесной области. В остальных частях Афганистана леса и кустарниковые заросли развиты по долинам рек и, гораздо реже, по горным склонам (чаще в северном Афганистане).

Древесная и кустарниковая растительность Афганистана может быть разделена на: А — хвойные леса, Б — лиственные леса, В — кустарниковые заросли.

А. Хвойные леса

1. Жераро-сосновые леса (*Pinus Gerardiana*); Нуристан и Сефид-кух.

2. Гималайско-сосновые леса (*Pinus excelsa*); Нуристан и Сефид-кух.

3. Кедрово-сосновые леса (*Pinus excelsa, Cedrus deodara, Qaercus baloot*); Нуристан и Сефид-кух.

4. Кедрово-еловые леса (*Picea Smithiana, Cedrus deodara, Abies Webbiana, Quercus baloot*); Нуристан и Сефид-кух.

5. Пихтовые леса (*Abies Webbiana, Betula utilis, Rhododendron campanulatum*); Нуристан и Сефид-кух.

6. Кедровые леса (*Cedrus deodara, Quercus baloot, Berberis, Cotoneaster, Lonicera, Rosa, Salix*); Нуристан и Сефид-кух.

7. Северно-афганские арчевники (*Juniperus seravschanica, Berberis, Lonicera, Rosa*); северный Афганистан.

8. Южно-афганские арчевники (*Juniperus excelsa*); юго-восточный Афганистан.

Б. Лиственные леса

1. Березняки (*Betula schugnanica*); восточный Бадахшан.

2. Ореховые леса (*Juglans regia, Cotoneaster, Crataegus, Lonicera, Rosa, Acer*); западный Бадахшан, Нуристан, Сефид-кух.

3. Кленовые леса (*Acer turkestanicum, Juglans regia, Juniperus seravschanica, Fraxinus raibocarpa, Rosa lutea, Lonicera, Cotoneaster*); западный Бадахшан, Нуристан (?).

4. Тополевые леса (*Populus pamirica, P. laurifolia, P. alba*); долины горных рек.

5. Туранговые леса (*Populus euphratica* s. l., *Elaeagnus, Tamarix*); долины равнинных рек.

6. Дубовые леса (*Quercus baloot, Fraxinus xanthoxyloides, Amygdalus kuramica, Lonicera, Cotoneaster, Hedera helix, Daphne oleoides*); Нуристан и Сефид-кух.

7. Гранатники (*Punica granatum*); западный Бадахшан, Нуристан и Сефид-кух.

8. Миндальники (*Amygdalus bucharica, Crataegus, Lonicera, Cotoneaster*); северный Афганистан.

9. Фисташники: а) из *Pistacia vera* — северный Афганистан; б) из *P. cabulica* — южный и восточный Афганистан.

10. Багрянники (*Cercis Griffithii*); северный Афганистан.

11. Каркасники (*Celtis caucasica*); северный и восточный Афганистан.

В. Кустарниковые заросли

1. Тамарисковые заросли (*Tamarix ramosissima, T. hispida, T. tetragyna, T. tetrandra, T dioica, T. articulata, Lycium ruthenicum, Vitex pseudonegundo*); речные долины равнинных и предгорных районов Афганистана.

2. Олеандровые заросли (*Nerium odorum*): речные долины крайнего юга Афганистана, Джелалабадская долина.

3. Ивняки (*Salix*); горные и высокогорные речные долины.

4. Заросли облепихи (*Hippophae rhamnoides*); там же, где предыдущие.

5. Можжевеловые заросли (*Juniperus sibirica*); высокогорья Нуристана и Сефид-куха.

6. Ивово-рододендровые заросли (*Rhododendron Collettianum, R. campanulatum, Salix grisea, S. elegans, Ribes, Juniperus sibirica*); высокогорья Сефид-куха.

7. Розарии (*Rosa lutea, Rosa Ecae*); северный Афганистан, Нуристан, Сефид-кух.

8. Заросли низкорослой пальмы (*Nannorrhops Ritchieana*); Джелалабадская долина и низкогорья Нуристана и Сефид-куха.

IV

Приведенный выше несомненно еще чрезвычайно неполный перечень растительных группировок Афганистана показывает, что растительный покров страны весьма разнообразен. Это хорошо иллюстрирует составленная нами «Схематическая карта растительности Афганистана»[1], имеющая 30 условных знаков и послужившая одним из основных материалов для геоботанического районирования Афганистана.

В пределах Афганистана мы выделяем участки четырех геоботанических областей:

1. Южно-туркестанской эфемеровой области, за пределами Афганистана включающей также районы юга Средней Азии и северного Ирана (Хорасан).

2. Афгано-иранской пустынной области, включающей кроме афганского участка также внутренний пустынный Иран.

3. Центрально-азиатской пустынной области, за пределами Афганистана занимающей огромные пустынные пространства Центральной Азии, отгороженные от океанов высокими горными поднятиями.

4. Индо-гималайской лесной области, кроме небольшого афганского участка обнимающей также южные (влажные) склоны Гималаев и смежные районы Индостана.

Приводим ниже краткую характеристику растительности этих областей в пределах их афганских участков, а также перечень составляющих их геоботанических районов (округов). Для кратности области характеризуются здесь только общими схемами вертикальной поясности растительности.

1. Южно-туркестанская эфемеровая область

Занимает почти весь северный Афганистан, составляя около 30% всей площади Афганистана.

Характеризуется широким распространением лугообразной эфемероидной и эфемеровой растительности, наличием в средних поясах гор лесной и кустарниковой, а в высокогорьях — степной растительности. Распределение растительности по высотному профилю здесь следующее:

---

[1] По техническим условиям не печатается.— *Ред.*

до 900 (1100) м над ур. м.— пояс низкотравной эфемероидной растительности, в котором выделяются:

а) до 500—600 м — полоса эфемерово-осоково-мятликовой растительности;

б) до 900—1100 м — полоса крупнотравно-осоково-мятликовой растительности и фисташников

900 (1100) —1800 (2000) м — пояс среднетравной эфемероидной растительности, фисташников и кустарниковых зарослей.

1800 (2000) —2500 (на западе) —3000 (на востоке) м — пояс древесно-кустарниковой растительности, представленной редкостойными арчевниками и кустарниковыми зарослями, а на востоке (в западном Бадашхане) также кленовыми и ореховыми лесами.

2500 (3000) —4000 м — пояс высокогорной растительности, в котором выделяются:

а) от 2500 (3000) до 3500 м — субальпийская полоса, с преобладанием засухоустойчивой растительности на каменистых почвах (степи, трагантовые, кузиниевые и камолевые группировки);

б) от 3500 до 4000 м — альпийская полоса, с преобладанием засухоустойчивой растительности (степи, трагантовые и кузиниевые группировки) и низкотравными лугами.

Выше 4000 м над ур. м. растительность отсутствует.

К Южно-туркестанской эфемеровой области относятся следующие геоботанические округа: 1) Принамударьинский равнинный округ, 2) Предпарапамизский низкогорный округ, 3) Парапамизский горный округ, 4) Бамианский высокогорный округ, 5) Каттаганский низкогорный округ, 6) Западно-бадахшанский высокогорный округ, 7) Восточно-бадахшанский высокогорный округ.

2. Афгано-иранская пустынная область

Занимает южную часть Афганистана, составляя около 60% всей площади страны.

Характеризуется исключительным преобладанием пустынной полукустарничковой и трагантово-кустарничковой растительности, распределяющейся по высотному профилю следующим образом:

до 3200 м над ур. м.— пояс пустынной (преимущественно полукустарничковой) растительности, в котором выделяются:

а) до 1000—1200 м — полоса с преобладанием на мелкоземистых и щебнистых почвах пустынной полукустарничковой растительности (главным образом чисто полынных и солянковых группировок), занимающей равнины и предгорья южного Афганистана, с пустынно-полукустарниковой растительностью на песках и лугами и древесно-кустарниковой растительностью в долинах рек при близком уровне грунтовых вод;

б) от 1000 (1200) до 2400 м — полоса с преобладанием эфемерово-полынных и ковыльно-полынных пустынных группировок, преимущественно на щебнистых среднегорных и низкогорных склонах; здесь встречаются также редкостойные фисташники, обычны трагантовые, кустарнички (главным образом в виде примеси в полынных группировках) и, возможно, заросли засухоустойчивых кустарников;

в) от 2400 до 3200 м — полоса с преобладанием трагантово-полынных и ковыльно-полынных пустынных группировок, развивающихся в нижней части высокогорий.

3200—4400 м — пояс высокогорной (преимущественно травянистой) растительности, в котором выделяются:

а) от 3200 до 3800 м — субальпийская полоса, с преобладанием типчаковых степей и значительным распространением кузиниевых и трагантовых группировок (по каменистым склонам);

б) от 3800 до 4400 м — альпийская полоса, с преобладанием низкотравных разнотравно-злаковых лугов, кузиниевых группировок и типчаковых степей.

К Афгано-иранской пустынной области относятся следующие геоботанические округа: 9) Сейстано-регистанский равнинный округ, 10) Западно-афганский горно-равнинный округ, 11) Южно-афганский низкогорный округ, 12) Аби-истадинский горно-равнинный округ, 14) Кабульский горный округ.

3. Центрально-азиатская пустынная область

Занимает небольшой участок на крайнем северо-востоке Афганистана, составляющий менее 3% его территории.

Характеризуется преобладанием пустынной полукустарничковой и степной растительности вплоть до высокогорий и значительным развитием в альпийской полосе низкотравных кобрезиевых лугов. Распределение растительности по высотному профилю здесь следующее:

2000—3700 м над ур. м.— пояс пустынной полукустарничковой растительности с преобладанием полынных и терескеновых группировок.

3700—5000 м — пояс высокогорной растительности, в котором выделяются:

а) от 3700 до 4000 м — субальпийская полоса, с преобладанием высокогорных степей;

б) выше 4000 м — альпийская полоса, с преобладанием низкотравных, главным образом кобрезиевых и бескильницевых лугов.

К Центрально-азиатской пустынной области относится один геоботанический округ — 8) Ваханский высокогорный округ.

4. Индо-гималайская лесная область

Занимает небольшой участок в юго-восточной части Афганистана, составляющий около 10% всей площади страны.

Характеризуется преобладанием в естественном растительном покрове древесно-кустарниковой растительности индо-гималайского типа, распределяющейся по высотному профилю следующим образом:

750—1200 (1500) м над ур. м. — пояс субтропических степей и пустынь, основная растительность которого представлена злаковыми группировками, а также зарослями субтропических кустарников, иногда с значительным участием низкорослой пальмы (наннороапс), и, очевидно, должна быть отнесена в широком смысле к типу саванн.

1200—2400 (2700) м — пояс кустарниковых зарослей и лиственного (в верхней части хвойно-лиственного) леса, основная растительность которого представлена дубовыми лесами с более или менее развитым подлеском, а также кустарниковыми зарослями; в верхней части пояса, а иногда уже начиная с 1700 м, примешиваются хвойные породы и лес становится смешанным.

(2400) 2700—3000 (3350) м — пояс хвойного леса, основная растительность которого представлена хвойными лесами с небольшим участием лиственных пород.

(3000) 3350—4000 м и выше — пояс высокогорной растительности, в котором выделяются:

а) от (3000) 3350 до 3700 (4000) м — субальпийская полоса, основная растительность которой представлена кустарниковыми зарослями из стелющегося можжевельника, ив, рододендронов, жестколистно-разнотравными (кузиниевыми) группировками и, вероятно, злаковыми субальпийскими лугами;

б) от (3700) 4000 и выше — альпийская полоса, основная растительность которой представлена альпийскими луково-злаковыми и кобрезиевыми лугами, жестколистно-разнотравными группировками и разреженной растительностью скал и каменистых осыпей и россыпей.

К Индо-гималайской лесной области относятся следующие геоботанические округа: 15) Нуристанский высокогорный округ, 16) Джелалабадский округ, 17) Сефид-кухский горный округ, 18) Верхне-гумальский горно-равнинный округ.

Литература[1]

[1] Бунге А., Второй отчет о действиях Хорассанской экспедиции. Третий отчет о действиях Хорассанской экспедиции. Вестник РГО, 28, 1860, 79—150. — [2] Вавилов Н. И., Афганистанская экспедиция. Изв. ГИОА, III, 2—4, 1925, 82—90. — [3] Вавилов Н. И. и Букинич Д. Д. Земледельческий Афганистан, Изд. ВИПБ и НК, 1929, Ленинград, 1—610 + I—XXXII, 6 карт.— [4] Гончаров Н. Ф., Районы флоры Таджикистана и их растительность. Флора Таджикистана, V, 1937, 7—94, 1 карта.— [5] Коровин Е. П., Растительность Средней Азии, БИН АН СССР, САОГИЗ, 1934, Москва — Ташкент, 1—480, 1 карта.— [6] Кудряшев С. Н., Новые виды растений из Памиро-алая и Гиндукуша Бот. материалы Герб. Бот. ин-та Узб. Фил. АН СССР, I, 1940, Ташкент, 3—18.— [7] Линчевский И. А., Растительность Бадхыза. Растительные ресурсы Туркмении, I, 1935, Ленинград, 185—291, 1 карта.—[8] Линчевский И. А., Ботанические результаты Германской Гиндукушской экспедиции 1935 г. (реферат). Сов. ботаника, 1941, 1—2, Ленинград, 192—193.— [9] Прозоровский А. В., Полупустыни и пустыни СССР. Растительность СССР, II, 1940, Ленинград, 267—480.— [10] Райкова И. А., Растительные ландшафты Памира, Тр. САГУ, сер. VIII-в, 12, 1930, Ташкент, 1—24.—[11] Рожевиц, Р. Ю., Новые материалы по флоре злаков Афганистана. Тр. приклад. бот., ген. и сел., XIX, 1, 1928, Ленинград, 121—126.— [12] Федченко Б. А., Шугнан. Географические и ботанические результаты путешествий в 1901 и в 1904 г. Тр. СПб. ботан. сада, XXX, I, 1909 (1916), 1—133, 2 карты.— [13] Федченко Б. А., Материалы для флоры Афганистана. Сборн. работ, посв. пам. акад. А. В. Фомина, изд. АН УССР, 1938, Киев, 26—37, 1 карта.— [14] Флора СССР. I—XI, 1934—1941, Ленинград.—[15] Черняковская Е. Г., Хорасан и Сейстан. Тр. прикладн. бот., ген. и сел., XXIII, 5, 1930, Ленинград, 1—271, 1 карта.— [16] Aitchison I. E. T., The vegetation of the Ķuram and Hariab valleys. Ind. For., 1880, 5, 179—188.— [17] Aitchison I. E. T., On the flora of the Ķuram valley, Afghanistan. Journ. of the Linn. Soc., XVIII, botany, 1881. London, 1—113.— [18] Aitchison I. E. T., On the flora of the Ķuram valley, Afghanistan Journ. of the Linn. Soc., XIX, botany, 1882, London, 139—200. — [19] Aitchison I. E. T., A summary of the botanical features of the country, traversed by the Afghan delimitation commission during 1884—85. Transact. of the Bot. Soc. Edinburgh, XVII, 1889, 421—434.— [20] Aitchison I. E. T., Some plants of Afghanistan. Pharm. Journ., ser. 3, XVII, 1887, 465—468.— [21] Aitchison I. E. T., The botany of the Afghan delimitation commission. Trans. of the Linn. Soc., ser.

---

[1] В список включена вся известная авторам ботаническая литература по Афганистану (кроме работ по низшим споровым растениям), а также некоторые основные ботанические работы по смежным с Афганистаном районам сопредельных стран.

2 (botany), III, 1888, London, 1—139, 43 pl., 2 maps.—[22] Aitchison I. E. T., Notes to assist in a further knowledge of the products of Western Afghanistan and of North-Eastern Persia. Transact. of the Bot. Soc. Edinburgh, XVIII, 1891, 1—228.—[23] Boissier E., Flora orientalis, I—V, 1857—1881, Geneva.—[24] Bornmüller J., Aus der Flora Afghanistans, Botanische Jahrb., 66, 1934, Leipzig, 216—248.—[25] Burkill J. H. A. working list of the flowering plants of Baluchistan, Supt. Govt. Printing India, 1909, Calcutta, 1—138.—[26] Elwes J. a. Henry A., The trees of Great Britain and Ireland, I—VII, 1906—1913, Edinburgh.—[27] Griffith W., Journals and travels in Assam, Burma, Bootan, Afghanistan and the neighbouring countries, 1847, Calcutta, 1—529.—[28] Griffith W., Itinerary notes of plants, collected in the Khasyah and Bootan mountains, 1837—38, in Afghanistan and neighbouring countries, 1839 to 1841, 1848, Calcutta, I—435.—[29] Haeckel, J. u. Troll, W., Botanische Ergebnisse der Deutschen Hindukusch-Expedition 1935, Repert. spec. nov. regni veget. Beihefte, B. 108 I, 1938, Berlin, 1—72, 24 pl.—[30] Hooker J. D. a. Thomson T., Flora Indica. 1, 1855, London (Introductory essay, pp. 253—258).—[31] Hooker J. D., Flora of British India, I—VII, 1875—1897, London.—[32] Kerstan G., Die Waldverteilung und Verbreitung der Baumarten in Ost-Afghanistan und in Chitral, Bericht der Deutschen Hindukusch-Expedition 1935 der Deutschen Forschungsgemeinschaft, 1937. (Работа осталась неизвестной авторам, ввиду ее отсутствия в библиотеках Ленинграда.)—[33] Lace I. H. a. Hemsley W. B., A sketch of the vegetation of British Baluchistan, with descriptions of newt species. Journ. of the Linn. Soc., XXVIII, botany, 1899:, London, 238—327, 4 pl., 1 map.—[34] Stocks I. E., Notes on Baloochistan plants. Hook. journ. of bot., IV, 1852, London, 142—150 172—181.—[35] Zon R. a. Sparhawk W., Forest resources of the world, 1923, New York.

I. A. LINCZEVSKI and A. V. PROZOROVSKI

The vegetation of Afghanistan

Summary

A brief description is given of the Afghanistan vegetation as composed from literature data on Afghanistan and adjacent countries.

Owing to lack of complete information on vegetative formations of Afghanistan these have often been only tentatively pointed out their actual existence being a matter of further study.

The present study is considered as a necessary preliminary step in the study of Afghanistan vegetation which may be of use to the Afganistan botanists to be which will probably soon commence the study of the vegetation of their fatherland with the friendly assistance and support of the botanists of the USSR, Great Britain, USA and other advanced countries of the world.

Chapter I contains some preliminary remarks. Chapter II offers a physico-geographical outline of Afghanistan. Chapter III contains a description of the vegetative formations of Afghanistan divided into the following three types: 1) desert vegetation, 2) grass vegetation, 3) arboreous and bush vegetation. Chapter IV describes the following four geobotanical regions of Afghanistan as distinguished by the writers: South-Turkestan ephemer region, Afghano-Iran desert region, Central-Asian desert region, and Indo-Hymalayan sylvan region. For each region a scheme of vertical zones of vegetation is offered and its geobotanical districts described.

A list of literature includes all the botanical papers on Afghanistan known to the authors (except those on the lowest Sporophytes) as well as some botanical papers on the adjacent countries.

ТОМ 29 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1944 № 4
TOME 29 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1944 № 4

А. А. ГРОССГЕЙМ

Новый пирамидальный тополь

A. A. GROSSHEIM

Populus Schischkini sp. nova

(Получено 24. I. 1944)

Populus Schischkini sp. nova (subg. *Leuce* Duby, sec. *Albidae*, subsec. *Alba*).

Arbor pyramidalis. Cortex griseus. Folia turionum (auxiblasta) ovato-triangularia, obsolete lobata, irregulariter dentata, subtus breviter dense nivea, supra glabra, 5—8 (12) cm longa, 5—8 cm lata. Folia ramorum (brachyblasta) rotundata v. rotundato-deltoidea, irregulariter crenata, glabra, 3—4 cm longa et lata.

Differt a *P. megaleuce* Dode, *P. floccosa* Dode et *P. Bogueana* Dode habitu pyramidali, foliorum ramorum forma.

Crescit in Transcaucasia orientali et australi in hortis. Typus ex Erevan 24. VI. 1943 A. A. Grossheim lectus in Herbario Instituti botanici filiationis Azerbajdzhanicae Academiae Scienciarum URSS in Baku.

Дерево с пирамидальной кроной, до 20—30 м высотой, с серой корой. Листья побегов (ауксибласты) яйцевидно-треугольные, неясно лопастные, неравномерно-зубчатые, снизу густо и тонко, почти белоснежно, опушенные, сверху голые, 5—8 (12) см длиной, 5—8 см шириной. Листья ветвей (брахибласты) округлые или округло-дельтовидные, неравномерно городчатые, голые, около 3—4 см длиной и шириной (см. рисунок).

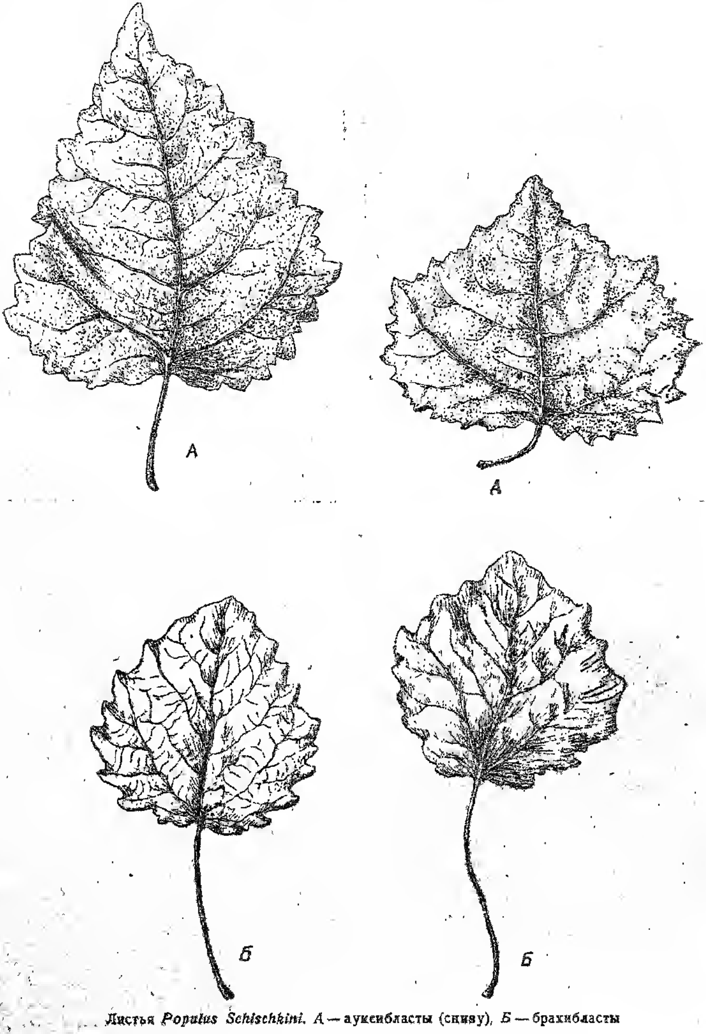
Растет в восточном (реже) и южном (часто) Закавказье в садах и оазисах, например в Кюрдамире, Ереване, Бисте в Нахичеванской АССР и других местах. Тип, собранный А. А. Гроссгейм в садах г. Еревана 24. VI. 1943, хранится в Гербарии БИН АзФАН СССР в г. Баку.

Описываемый вид давно известен мне по гербарным экземплярам из Нахичеванской АССР и Кюрдамира, но только в 1943 г. удалось выяснить условия его произрастания и пирамидальный характер роста дерева. Вид относится к той группе белолисток, у которой брахибласты походят на брахибласты осины; эта группа видов является переходной между секциями *Albidae* и *Trepidae*. Сюда относятся три вида: *F. megaleuce* Dode, *P. floccosa* Dode и *P. Bogueana* Dode. От всех этих видов описываемый нами *P. Schischkini* отличается своей пирамидальной кроной. От *P. floccosa*, указанного для Италии и Востока, наш вид отличается совершенно голыми брахибластами; у *P. floccosa* брахибласты долго сохраняют опушение. Брахибласты европейского *P. magaleuce* крупнее, чем у *P. Schischkini*, а ауксибласты обычно более лопастные. У *P. Bogueana*, родина которого неизвестна, брахибласты обычно более узкие, а ауксибласты более лопастные, чем у *P. Schischkini*.

В то время как настоящие белолистки обильно производят ауксибласты даже в старости, *P. Schischkini* уже в раннем возрасте одевается брахибластами и ауксибласты у него можно видеть только на порослевых побегах или на побегах на вершине дерева.

Взрослое дерево *P. Schischkini* легко можно принять за пирамидальное производное осины, у которой полное преобладание брахибластов над ауксибластами наступает также в очень раннем возрасте. Таким образом, и по этому признаку рассматриваемый вид представляет переход к секции *Trepidae*.

Подобно всем пирамидальным тополям, *P. Schischkini* возник, несомненно, в культуре; ареал его, вероятно, распространяется также на Иран и другие страны передней Азии.



Листья *Populus Schischkini*. *А* — ауксибласты (снизу), *Б* — брахибласты

А. С. ЛАЗАРЕНКО и В. П. ГОЛОСКОКОВ

К механизму образования географического элемента

[*Aulacomnium palustre* (L.) Schwgr. в северном Тянь Шане]

A. S. LASARENKO and V. P. GOLOSKOKOV

On the mechanism of formation of the geographical element

[*Aulacomnium palustre* (L.) Schwgr. in the Northern Tian Shan]

(Получено 19. II. 1944)

При рассмотрении современных ареалов растений и попытках объяснить их распространение в прошлом обычно исходят из современных условий существования вида, принимая природу вида, его экологию неизменными. При такой актуализации часто довольно легко объясняют причины, приведшие к сокращению некогда обширных ареалов, изменению их топографии, принимая за основное условие изменение внешних моментов существования и упуская из виду внутреннюю изменчивость, способность к приспособлению. Например, нахождение в ископаемых отложениях остатков горных (в настоящее время) видов свидетельствует о несомненных следах оледенения, равно как нахождение подобных видов в настоящее время в низменности говорит об имевшем некогда место их снижении. То же самое относится к термо-, гигро- и ксерофильным видам.

Вместе с тем те громадные сокращения ареалов, какие претерпели с третичного времени хотя бы *Ginkgo*, *Sequoia* и др., совершенно необъяснимы с точки зрения изменения только внешних условий. Трудно думать, что на огромных пространствах Голарктики произошло тотальное изменение внешних условий, тем более, что многие сопутствовавшие вышеупомянутым формы сохранились более полно.

Несмотря на законное желание объяснить все наблюдаемые закономерности на основании отмечаемых в настоящее время явлений и перенести их в прошлое, а, не отвлекаясь от действительности, создавать предположительные ситуации, нужно признать, что мы не все явления, играющие большую роль в распространении растений, способны полностью распознать и должным образом оценить.

Наблюдаемые факты говорят о том, что изменение природы вида не только происходило в течение продолжительных геологических периодов, но совершается и в настоящее время на наших глазах. Одним из примеров сказанного являются особенности поведения обычного в условиях Европы болотного лиственного мха *Aulacomnium palustre* в северном Тянь Шане.

Еще в 1940 г. один из нас (А. С. Лазаренко), работая на сыртах Кунгей Алатау, встретил впервые небольшое болотце, заросшее сплошным плотным ковром *Aulacomnium palustre*. Это болотце расположено в урочище Бай Саур, на северном склоне восточного Кунгей Алатау, на высоте около 2900 м над уровнем моря, в небольшой котловине диаметром 10—15 м, в месте выхода профильтрованных ледниковых вод. Поверхность болотца — кочковато-бугристая вследствие эрозии водотоков, часть которых заросла мхом, а часть функционирует, образуя редкую сеть ручейков, сливающихся по выходе из болотца в небольшой ручей.

Растительный покров болотца состоит почти исключительно из мха *Aulacomnium palustre*, образующего мягкий и плотный ковер, покрывающий сплошь как вершины и склоны кочек, высотой до 80 см, так и понижения между ними. Лишь на самой вершине кочек встречаются мох *Tomenthypnum* (*Camptothecium*) *nitens* и единично кустики *Carex melanantha*, в воде водотоков *Scorpidium turgescens*. Экземпляры *Aulacomnium palustre* вполне нормально развиты, но исключительно в стерильном состоянии, нередко с выводковыми тельцами.

Далее на запад от урочища Бай Саур почти до Талгаро-Кебинского горного узла *Aulacomnium palustre* встречался неоднократно (так, например, в урочищах Джаман Булак, Кайракты и других на сыртах северного склона восточного Кунгей Алатау), не будучи ни разу обнаружен ниже высокогорного пояса. *Aulacomnium palustre* произрастает как на сазовых болотах (Джаман Булак, Бай Саур), так и на заболоченных берегах высокогорных ручьев, имеющих на сыртах Кунгея спокойное течение и заболачивающих берега на значительном протяжении, особенно вследствие того, что в долину ручья вскрываются многочисленные родники профильтрованных ледниковых вод. На высоте от 2900 до 3200 м *Aulacomnium palustre* пышно вегетативно развивается, образуя нередко непрерывные желтовато-зеленые береговые бордюры протяжением в 1—2 км.

На противоположном берегу р. Чилик в Заилийском Алатау *Aulacomnium palustre* встречен не был.

В 1943 г. мы посетили верховья р. Иссык в Заилийском Алатау и здесь в урочище Кок Булак, на высоте около 3300 м над уровнем моря нашли высокогорное болото с большим развитием *Aulacomnium palustre*. То обстоятельство, что *Aulacomnium palustre* нигде ниже по долине р. Иссык не обнаружен, равно как и в обследованных нами районах Заилийского Алатау (долины рр. Большой и Малой Алматинок и Талгара) и, таким образом, так же как и в Кунгей Алатау, является, повидимому, высокогорным растением, дало нам повод более подробно остановиться на условиях его произрастания в ландшафте высокогорного пояса Заилийского Алатау.

Долина Кок Булак представляет собой горный цирк, ограниченный с юго-востока, юга и юго-запада горными ледниками и их фронтальными моренами, а с севера — скалистым, осыпающимся склоном от 30 до 90°. Болото расположено в западной части долины, занимая площадь приблизительно в 1 га, имея в ширину в наиболее широкой части 110 м, а в длину 170 м; заполняет замкнутую котловину с общим уклоном к востоку в 1—2°.

Болото представляет собой, повидимому, конечную стадию высокогорного водоема, впадина которого заполнена отложениями ледникового ила и делювия со склонов. Голубоватый ледниковый ил образует дно болота. Поверхность болота довольно ровная со слабо заметной на глаз выпуклостью по продольной оси болота, эродирована многочисленными водотоками, образующими развитую сеть узких с обрывистыми, до 80 см высотой, берегами потоков или рукавов и небольших окон чистой воды и галечников. В центре болота небольшая группа кочек диаметром от 20 до 80 см и высотой до 1 м.

Водное питание болота осуществляется многочисленными родниками профильтровавшихся ледниковых вод в западном углу болота в галечниках. Из водотоков, протекающих по поверхности болота, часть впадает в пробегающий с юга ледниковый поток, а остальные прорезают болото по всей его длине и уходят в восточном конце под морену.

Растительный покров этого высокогорного болота на участке с господством *Aulacomnium palustre* и *Carex melanantha* слагается из следующих видов.

Площадка в 1 м². 14. IX. 1943. Поверхность болота кочковато-бугристая, с кочками до 60—80 см в поперечнике и 20—30 см высотой.

Проективное покрытие *Aulacomnium palustre* 80—100% и цветковых видов 30—50%.

Carex melanantha	cop.$_1$	40%
Saxifraga hirculus	sol.	1%
Pedicularis rhinantoides	»	»
Cerastium cerastioides	»	»
Polygonum viviparum	»	»
Gentiana algida	»	»
Allium monadelphum	»	»
Potentilla gelida	»	»
Taraxacum alpinum	»	»
Festuca coelestis	»	»
F. Kryloviana	»	»
Ranunculus Alberti	»	»
Eutrema Edwardsii	»	»
Oxygraphis glacialis	»	»
Stellaria umbellata	»	»
Aulacomnium palustre	soc.	80—100%
Campylium stellatum *Brachythecium gelidum*		в западинках

Почвенный разрез на этом же участке: с поверхности сплошной покров из *Carex melanantha* и *Aulacomnium palustre*, влажный, толщиной 5—8 см.

I горизонт 0—5 см, торфянистый, сплошь состоящий из неразложившихся растительных остатков, содержащих мало мелкозема, сильно переплетен корнями, влажный, при сжимании отжимается вода;

II горизонт 5—15 см, коричневато-желтого цвета с частыми охристыми включениями полуторных окислов, бесструктурный, пылевато-суглинистый, мажущийся; в средней части горизонта имеется слабо заметная узкая полоска мелкого охряножелтого песка, перемешанного с глиной; в большом количестве встречаются средние и мелкие корни; переход в следующий горизонт резкий;

III горизонт 15—20 см, погребенно-торфянистый, черного цвета, глинистый, слабо мажущийся, с большим количеством не перегнивших растительных остатков; встречаются крупные камни; переход в следующий горизонт ясно заметный;

IV горизонт 20—40 см, серо-стального цвета, бесструктурный, глинистый, мажущийся; изредка встречаются охристые конкреции полуторных окислов; переплетен мелкими корнями главным образом в верхней части горизонта; изредка встречается мелкий неокатанный щебень; переход в следующий горизонт слабо заметный и постепенный, путем включения охристожелтых прослоек, увеличение которых и ведет к следующему горизонту;

V горизонт 40—75 см, серовато-желтого цвета в верхней части до охристожелтого в нижней; бесструктурный, тяжелосуглинистый, слабо пронизан мелкими корнями; встречается крупный и мелкий неокатанный щебень; переход к следующему горизонту слабо заметный и постепенный путем увеличения книзу прослоек стального цвета;

VI горизонт 75—85 см, серо-стального цвета, бесструктурный, глинистый (ледниково-озерные отложения), мажущийся с редкими слабо заметными охристыми пятнами; встречается крупный и средний щебень.

Все горизонты влажные, так что сквозь их постоянно сочится вода.

Дальше к середине болота *Aulacomnium* исчезает и сменяется не менее сплошным покровом стерильных видов рода *Bryum* (до настоящего времени, ввиду трудности систематической обработки среднеазиатских высокогорных *Bryа* без сравнительного материала, еще не определенных). В растительном покрове прибавляются еще *Trisetum alpinum*, *Poa alpina*, *Colpodium leucolepis*, *Deschampsia koelerioides*, *Trollius lilacinus*, *Schultzia crinita*, *Gentiana Kaufmanniana*, *Primula nivalis*, *Erigeron aurantiacus* и из мхов *Philonotis tomentella* и некоторые другие.

В окнах чистой воды плавают *Drepanocladus aduncus*, *Scorpidium turgescens* и хлопья *Stratonostoc*.

Всего на болоте отмечено 24 вида цветковых ореофитов. Из этого количества половину составляют азиатские ореофиты с таким распространением:

Erigeron aurantiacus — эндемик восточного Тянь Шаня
Pedicularis rhinantoides — от Джунгарского Алатау и Тянь Шаня до Гималаев и Тибета
Festuca coelestis — » Тянь Шаня до Памиро-Алая
Deschampsia koelerioides — » Алтая до Памиро-Алая
Colpodium leucolepis — » Кашгарии до Памиро-Алая
Trollius lilacinus — » Кашгарии » Памиро-Алая
Festuca Kryloviana — » Монголии » Тянь Шаня
Gentiana Kaufmanniana — » Монголии » Тянь Шаня
Ranunculus Alberti — » Монголии » Тянь Шаня
Schultzia crinita — » Монголии » Памиро-Алая
Allium monadelphum — » Даурии до Гималаев
Carex melanantha — » Монголии до Афганистана

В высокогорных областях Евразии распространены следующие два вида: *Potentilla gelida* и *Primula nivalis* (заходит также и в арктическую Западную Америку).

В высокогорных областях Голарктики распространены *Stellaria umbellata* и *Brachythecium laetum*.

Все остальные виды являются арктоальпийцами евразиатского типа ареала: *Oxygraphis glacialis, Polygonum viviparum, Saxifraga hirculus* и голарктического типа ареала: *Trisetum spicatum, Poa alpina, Cerastium cerastioides, Eutrema Edwardsii, Gentiana algida, Philonotis tomentella, Scorpidium turgescens*.

Aulacomnium palustre — голарктический болотный вид, распространенный от арктических широт по всей лесной зоне и проникающий также в лесостепь. Высотное распределение универсально, и *A. palustre* встречается одинаково часто во всей Голарктике от низменностей до высокогорных альпийских высот; известен *A. palustre* также из Тасмании. Особенно охотно поселяется он на сфагновых болотах, но нередок также и на гипновых и осоковых болотах, в достаточной степени минерализованных.

Способность *Aulacomnium palustre* осваивать такие пространства и различные климатические местообитания зависит от большой пластичности вида, внутривидового богатства его биотипами, населяющими равно Арктику и низменность, лесо-степь и высокогорье. Эта пластичность вида выражается также и внешне в значительном его полиморфизме.

В северном Тянь Шане, как уже упоминалось, *Aulacomnium palustre* встречается только в высокогорном поясе, не спускаясь вниз в пределы пояса лесного, несмотря на наличие и там в достаточной степени благоприятных условий (сазовых болот и заболачиваемых склонов и берегов горных ручьев). *Aulacomnium palustre* в северном Тянь Шане превратился в высокогорное растение, и эта ригидизация пластичного вида в локальных условиях вызвана историческими причинами, условиями проникновения вида в горные районы Казахстана с севера.

В Сибири и на Алтае *Aulacomnium palustre* представлен широким набором биотипов как равнинных, так и горных. Проникновение его на юг в пределы аридной области могло осуществляться только в границах узкой периглациальной полосы Западного Алтая, Джунгарского Алатау и северного Тянь Шаня, существовавших в период максимального развития ледников на этих горных образованиях в ледниковом периоде квартера. Этим путем шли бореальные формы из Сибири в горные области Средней Азии. Такие лимитированные узкой периглациальной полосой условия миграционного пути создавали возможность проникновения к югу только ограниченного количества отобранных биотипов, узко специализировавшихся в горных областях Алтая еще задолго до появившейся возможности распространения к югу.

Эти горные биотипы и проникли во время четвертичного оледенения из Алтая через периглациальные области Тарбагатая и Джунгарского Алатау до северного Тянь Шаня, а с уменьшением горного оледенения Тянь Шаня поднялись в высокогорный пояс Кунгея и Заилийского Алатау вслед за отступающими ледниками. Обедненный в результате особых условий миграционного пути к северному Тянь Шаню *Alacomnium palustre* превратился здесь в ригидный высокогорный тип; поэтому, несмотря на наличие в пределах лесо-лугового горного пояса вполне благоприятных условий для его произрастания, *Aulacomnium palustre*, подобно другим высокогорным северотяньшанским видам, книзу не распространяется.

Если мы представим себе, что под влиянием катастрофически изменившихся условий, как это имело место при четвертичном оледенении, вся северная голарктическая часть ареала *Aulacomnium palustre* была уничтожена (а примеры такого тотального уничтожения под влиянием климатических колебаний квартера многочисленны), то оставшиеся тяньшанские высокогорные биотипы, не обладающие способностью распространяться в низменности, образуют совершенно иной по характеру распространения географический тип, чем те, которые мы наблюдаем в настоящее время. Кроме того, ископаемые низинные местонахождения этого вида, с точки зрения нового, ригидного, высокогорного ареала, будут рассматриваться как свидетельство снижения этого вида под влиянием имевших место климатических изменений, а реликтовые местонахождения в низменности — как реликтовые «сниженцы», совершенно иного происхождения. Можно думать, что по крайней мере в отношении некоторых так называемых ледниковых «сниженцев» происходило в действительности не снижение, а послеледниковое поднятие их в горы. Это мы видим в настоящее время в ареалах тех видов, у которых в различных фрагментах дизъюнктного ареала зональная (высотно-поясная) природа вида выражена по-разному, иногда в большей мере контрастно.

Несомненно, как это показал Гультен, что многие локальные ареалы, в том числе и высокогорные, являются редуцированными, в прошлом обширными ареалами, образовавшимися вследствие ригидизации вида под влиянием климатических изменений; редукция же подготовлялась стремлением вида к максимальному расширению ареала, объяснялась пластичностью вида, способностью к адаптивной изменчивости, которая в конце концов и уберегла вид от исчезновения во время ухудшения условий существования, сохранив его в ином, отличном от оптимального состоянии.

Нет недостатка в примерах того, что зональная (высотно-поясная) природа ареала на достаточно большой территории может быть различно выражена. Возьмем хотя бы *Asperula odorata*, в лиственных лесах Европы и елово-пихтовых лесах Сихоте-Алиня на Дальнем Востоке, *Silene inflata* в Европе и *S. inflata* subsp. *commutata* в горах Средней Азии (в высшей степени обстоятельно обрисовывает это явление Ильин у *Galium vernum*). Среди мхов имеется большое количество таких примеров. Голарктический лесной вид *Leucobryum glaucum* в Европе распространен как в низменности, так и в горах, тогда как на Дальнем Востоке это вид, встречающийся исключительно в горных лесах. Светящийся мох *Schistostega osmundacea* на Дальнем Востоке тоже исключительно горный вид, в Европе же этот вид широко распространен в горах, но нередок и в низменности, особенно на молодых эрратических территориях. Высокогорный в Европе болотный вид *Metzleriella alpina* на Дальнем Востоке обнаружен на болоте, почти на уровне моря, в местности, исключающей допущение его снижения ледником (в Посьетском районе). Можно было бы значительно умножить количество аналогичных примеров, имеющих ту общую черту, что в различных частях ареала к настоящему времени у отдельных видов сохранились различные по своей экологии биотипы. Так у *Leucobryum glaucum* и у *Schistostega osmundacea* в Европе сохранились как горные, так и низинные биотипы, и наличие именно этих низинных биотипов обусловило создание обширных послеледниковых ареалов в Европе; на Дальнем Востоке вид пришел в ригидное состояние и сохранился только в реликтовых горных биотипах. У *Metzleriella alpina* произошло обратное: в Европе сохранились только высокогорные, а на Дальнем Востоке только, повидимому, низинные биотипы. Послеледниковая история этого вида выразилась в Европе в поднятии сохранившихся высокогорных биотипов в горы, тогда как на Дальнем Востоке вид остался на низменности. Дальнейшее развитие вида должно привести к расщеплению его на два, принадлежащих к совершенно разным географическим элементам.

Aulacomnium palustre в северном Тянь Шане, относясь к бореальному географическому элементу, вместе с тем представляет собой один из этапов формирования высокогорного элемента, в который он может перейти при наступлении соответствующих условий.

Литература

[1] Ильин М. М., Третичные реликтовые элементы в таежной флоре Сибири и их возможное происхождение, Материалы по истории флоры и раст. СССР, вып. 1, 1941 — [2] Крылов П. Н., Флора Западной Сибири, 2-е изд., вып. 1—IX, Томск, 1927—37.— [3] Лазаренко А. С., Листяні мохи Радянського Далекого Сходу, Ботанический журнал УССР, т. I, 1940—41.— [4] Флора СССР, т. I—XI, 1934—1943. [5] Hulten E., Outline of the History of the Arctic and Boreal Biota etc., Stockholm, 1937.— [6] Mönkemeyer W., Die Laubmoose Europas, Leipzig, 1927.

ТОМ 29 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1944 № 4
TOME 29 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1944 № 4

И. С. МЕЛЕХОВ

О взаимоотношениях между сосною и елью в связи с пожарами в лесах европейского Севера СССР

I. S. MELEKHOV

Des relations entre le pin et le sapin en liaison avec les incendies des bois du nord de l'URSS

(Получено 9. XI. 1943)

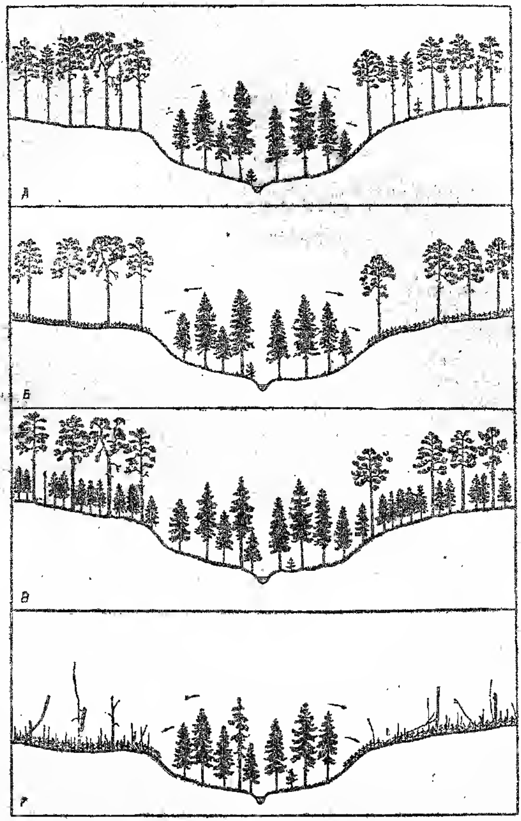
Роль лесных пожаров как фактора, помогающего сосне в ее борьбе с елью, после работ А. Я. Гордягина, В. Н. Сукачева, Ткаченко, С. Я. Соколова и скандинавских ученых можно считать достаточно выясненной, хотя еще и нет полного единодушия во взглядах на некотырые детали этого вопроса.

В настоящей статье мы делаем попытку, на основе наших личных наблюдений и исследований в лесах различных районов европейского Севера, остановить внимание и на противоположном явлении. Мы имеем в виду оттенить некоторые преимущества ели перед сосной, в связи с пожарами, вытекающие из наличия негоримых или чрезвычайно редко горимых еловых фитоценозов, главным образом приручейно-логовых ельников, и встречающихся в территориальном соседстве с ними часто горимых сухих и свежих боров из группы *cladinosa* и *hylocomiosa*. Возникновение пожара в приручейно-логовых ельниках затруднено не только высокой тенистостью полога (в особенности в ельниках с примесью пихты), препятствующей высыханию надпочвенного покрова и других горючих материалов, но и рядом других обстоятельств: наличием весенних разливов, поздним снеготаянием, повышенной влажностью приземного слоя воздуха, наличием огнестойкой травянистой растительности, пониженным рельефом. Вот почему подобные ельники часто остаются нетронутыми пожарами, в то время как на более сухих, возвышенных местах леса (и в особенности сосняки) многократно охватываются пожарами. Вот эти то ельники и сохранили у нас на севере девственный характер с типичным для них разновозрастным строением древостоев (см. рисунок) — пожары не затрагивали их (за редкими исключениями) на протяжении всей их многовековой истории.

Помещаемый рисунок представляет схему, на которой даны варианты смены сосновых фитоценозов еловыми не только в разрезе эндодинамической, но и экзодинамической смены.

На схеме, в виде отправного начала (А), принята фаза развития древостоев до воздействия пожара на сосняки (разумеется, здесь не имеется в виду исключать послепожарное происхождение последних; далее, чтобы не усложнять схему излишними деталями, мы сознательно взяли случай простого строения сосняков).

Следующая фаза (Б) рисует положение после низового пожара в сосняках, произведшего своеобразное «низовое изреживание» в них. Умеренное осветление полога, возможность появления напочвенных условий, приемлемых для возобновления ели, при наличии по соседству источников обсеменения в виде логовых ельников, делают возможным в семенной год одновременное заселение ели под пологом сосняков в зоне досягаемости массового разлета семян (за пределами этой зоны процесс заселения елью будет протекать медленно). Это явление в чистом виде может произойти в особенности при одновременном отсутствии семенных годов для сосны. В натуре нередко процесс возобновления сосны и ели после низовых пожаров вблизи логов идет совместно, с известными колебаниями в шансах на успех для той или другой породы. В начальных стадиях возобновления сосне мешают известное затенение верхним пологом (конечно, выраженное неодинаково, во-первых в разных типах леса, во-вторых в связи с различиями в интенсивности пожара) или развитие злаков (*Calamagrostis*);



Динамика фитоценозов сосны и ели в связи с различиями в горимости боровых сосняков и приручейно-логовых ельников ели препятствуют щелочность почвенной среды, ограничение возможностей микотрофного питания и ограниченность сферы влияния логовых ельников как обсеменителей. В дальнейшем ходе борьбы между сосною и елью все более решающее значение приобретают: 1) почва (в смысле плодородия ее), которая либо способствует быстрому росту ели и, следовательно, ускоряет процесс вытеснения ею сосны, либо, наоборот, препятствуя нормальному росту, замедляет этот процесс; 2) фактор света (для сосны).

Вернемся непосредственно к схеме. В дальнейшей фазе (В) мы наблюдаем хорошо знакомую картину: образование 2-го яруса ели и тенденцию вытеснения ею сосны (но генезис этого явления, как видим, иной).

После стадии «В» процесс развития фитоценозов на месте сосняков можно рассматривать в двух вариантах: 1) не выходя в основном за рамки эндодинамической смены и 2) рассматривая его в разрезе экзодинамических смен, связанных с пожарами.

В первом случае, т. е. при смене елью сосны, при отсутствии в дальнейшем пожаров, в свою очередь можно наблюдать: а) вытеснение сосны и образование полноценных (в смысле количественной и качественной производительности) еловых древостоев; б) смену неполноценными еловыми древостоями пониженной производительности в связи с худшими почвенными условиями (преимущественно в сухих вариантах *Pinetum vacciniosum*); намеки на этот процесс, идущий хотя и чрезвычайно медленно, можно встретить на севере и в типах группы *cladinosa*. Возможность смены сосняков худшими ельниками отмечалась в свое время рядом исследователей (например, Сукачевым, Ткаченко и др.) и северными лесоустроителями, констатировавшими в таких случаях резкое понижение бонитета. В связи с этим, среди таксаторов-практиков появлялось даже предложение уничтожать огнем такие древостои. Эту роль, по существу, стихийно выполняют в природе естественные лесные пожары. Однако, как известно, многими исследователями исключается возможность смены сосны елью в крайних сухих местообитаниях и, прежде всего, в условиях *cladinosa*; исключение представляют мнения А. Я. Гордягина, С. Я. Соколова и некоторых других исследователей, признающих такую возможность.

В свое время лесовод Нат находил на Печоре в условиях беломошника среди подроста и самосева около 20% ели. А. А. Корчагин указывал, что ему во время его странствований по лесам Севера неоднократно приходилось наблюдать в лишайниковых борах не только наличие редкого угнетенного подроста ели, но и присутствие ее в виде примеси (до 0.1) к сосне в верхнем древесном ярусе; этот автор приходит к выводу, что в лишайниковых борах ель может сменить сосну, но при условии длительного промежутка времени (порядка нескольких поколений); если этого не происходит, то только из-за пожаров.

Поселение ели в сухих борах-брусничниках на севере нам приходилось встречать довольно часто. И обычное условие при этом — соседство логовых ельников. При наличии такого соседства нам также удавалось констатировать присутствие ели (конечно, подавленного развития) даже и в условиях *cladinosa*, хотя значительно реже и в малых количествах. Так в верховьях Вычегды в борах-беломошниках, 20 лет спустя после низового пожара, еловый самосев встречался в количестве 500—600 экземпляров на гектар. Там же в сухих борах-брусничниках уже три года спустя после низовых пожаров приходилось встречать всходы и самосев не только ели, но и пихты. Конечно, в этих типах леса в начальный и довольно продолжительный последующий период господство остается за сосной, но теоретически даже и для этих типов нельзя исключать возможности некоторого завоевания территории елью, которое относительно быстро может итти в зоне обсеменяющего воздействия логовых ельников.

При наличии последнего условия особенно можно рассчитывать на быстрое заселение ели и полное вытеснение ею сосны в свежих борах группы *hylocomiosa*.

Но в общем в природе, прежде всего в наших северных лесах, практически ход этих смен в виде образования как менее, так и более полноценных в хозяйственном смысле древостоев ели часто нарушается пожарами (в первой серии случаев чаще, во второй — реже). Вот почему дальнейший ход развития фитоценозов — после стадии «В» — надо рассмотреть и в свете нарушения его в результате действия этих факторов. Здесь можно назвать два случая: 1) появление низового пожара и выбивание ели огнем; 2) появление верхового повального пожара, уничтожающего древостой нацело. Мы останавливаемся на втором случае, поскольку схема последствий первого ясна.

В последней стадии «Г» на схеме представлено уже поселение ели на гарях на месте бывших сосняков. По существу здесь ель выступает в роли пионера. И здесь огромную роль сыграли прежде всего два обстоятельства: 1) пожары, полностью уничтожившие сосну, т. е. главного конкурента ели, 2) уцелевшие от огня логовые ельники, являющиеся надежными источниками обсеменения. Моментами, также благоприятствующими возобновлению ели на гарях, в подобных случаях является наличие хорошего дренажа и часто легких по механическому составу почв, где уменьшается опасность выжимания морозом, причем не только непосредственно, но и косвенно, через образование более глубокой корневой системы ели на таких почвах; затем наличие известного послепожарного захламления создает благоприятные микроклиматические условия (защиту) для молодого поколения ели. Конечно, и этот вариант не единственный. На открытые гари, образовавшиеся в результате повальных пожаров, ель приходит часто не одна, а вместе с лиственными породами. Кроме того, нельзя исключать и возможность задержки в возобновлении ели и полного захвата территории лиственными — березой и осиной, способными возобновиться и семенным и вегетативным путями. Но в смысле вытеснения елью сосны это не меняет положения — ель придет через смену лиственных; путь для нее более легкий и короткий, чем через непосредственную смену сосны (недаром некоторые исследователи называют этот вариант смены «короткофазным типом»), и, таким образом, конечный результат будет один — ель вытеснит сосну.

Мы не останавливаемся на случае верхового, не повального, а вершинного пожара в сосняках; если все 100% деревьев сосны в результате его отомрут, то опять-таки можно говорить о полной возможности возобновления ели. В связи с наличием сухостойного «полога», экологическая обстановка для поселения ели здесь может быть еще более благоприятной, чем после повального пожара.

В дальнейшем в ряде случаев (но, очевидно, не в условиях *cladinosa*) территория может быть длительный период занята темнохвойными фитоценозами, и на данной территории уменьшится опасность возникновения новых пожаров.

Итак, пожары не только способствуют смене ели сосною, но и могут облегчать обратный процесс — смену сосны елью.

Возвращаясь к нашей схеме и охватывая ее в целом, можем подчеркнуть резкие отличия в динамике фитоценозов в логовых ельниках, в которых развитие древостоев идет без резких изменений в строении (морфологии), и смежных фитоценозов, претерпевающих многочисленные изменения в виде различных экзодинамических смен. Мы далеки от мысли отрицать возможность резких изменений и в логовых ельниках, в частности нельзя исключать опасность переброски к ним верхового пожара, но подобные случаи, как показывают наблюдения, здесь весьма редки. Напрашивается в заключение вопрос: имеют ли большое значение ельники лога для биологии северных лесов, значительна ли их роль во взаимоотношениях сосны и ели, поскольку: а) ограничена сфера действия их в смысле обсеменения смежных территорий; б) на этих последних (имея в виду возвышенно-боровые местоположения) лесные фитоценозы подвержены частым воздействиям лесных пожаров, которые хотя нередко играют и благоприятную для ели роль, облегчая условия поселения ее, но часто и уничтожают образовавшиеся фитоценозы с участием этой породы?

На этот вопрос мы склонны ответить положительно. Во-первых, приручейные и логовые ельники тянутся на десятки и сотни километров. Таким образом, в конечном счете, сфера влияния их определяется большой площадью. Во-вторых, логовые ельники, прочно удерживая за собой занятую ими территорию, в то же время непрерывно простирают свое влияние на территорию сосняков, тогда как обратного влияния (т. е. на территорию логовых ельников), практически говоря, нет, или оно незначительно. Это факт большой важности.

Полагаем, что не будет неуместным применить, с соответствующим изменением, образное выражение, появившееся в свое время в лесоводственно-ботанической литературе, которая заговорила о «двух ратях» — еловой и дубовой. В лесах Севера идет непрерывная «война» между «сосновой и еловой ратью». В этой борьбе роль логовых ельников, если учесть их известную иммунность по отношению к пожарам, исключительно велика. И если «сосновая рать» не только не вытеснила еловую с территории многих сосновых массивов, чего можно было ожидать при наличии высокой горимости лесов, а наоборот — в ряде случаев потеснила свои позиции, то не малую роль сыграли в этом и так называемые логовые ельники.

Наконец, в современных условиях повышающейся творческой роли человека в управлении природой леса может быть поставлена задача активного хозяйственного вмешательства в протекающие природные процессы. При хорошей охране от пожаров боровых участков, примыкающих к логам, и проведении других хозяйственных мероприятий, можно добиться высокого положительного эффекта в смысле возобновления нужных пород в наиболее соответствующих для этого условиях местопроизрастания.

В частности, нам кажется, было бы полезно заранее дифференцировать боровые участки, примыкающие к логовым ельникам, на сосновые (*Pinetum cladinosum*, *Pinetum sicco-vacciniosum* и др.) и еловые (или сосново-еловые, если это требуется хозяйственными соображениями) в более благоприятных условиях местопроизрастания. Отсюда определится и дифференциация в подходе к очистке лесосек и в самом отношении к ельникам лога. Можно не сомневаться, что практика может с успехом использовать в хозяйственных целях знание тех смен, которые происходят и нарушаются в природе (и которые частично отражены в нашей схеме), хотя бы в связи с лесными пожарами.

Г. К. КРЕЙЕР

К экологии цитварной полыни

G. K. KREYER

Sur l'écologie d'*Artemisia cina* Berg

(Получено 9.I.1941)

Только в СССР, и то не на всей территории, а на ограниченном пространстве между Сыр-дарьей и северо-западными отрогами Тянь-Шаня, в трех районах Казахской ССР — в Арысском, Чаяновском и Шаульдерском — и на небольшом участке Узбекской ССР, немного южнее Ташкента, произрастает исключительно ценное медицинское растение — цитварная полынь, признанная фармакопеями всех стран. Однако не всюду в указанных районах распространена эта полынь. Она приурочена только к долинам рек и мелких пересыхающих летом речек, к оврагам (по местному «саям») и к невысоким водоразделам[1], встречаясь пятнами по левому побережью Сыр-дарьи и в долинах правых ее притоков: Арыси, Бугуни и пересыхающего летом Чаяна с впадающим в него ручьем Арыстанды и в оврагах на водоразделе между Арысью и Сыр-дарьей южнее города Арыси. Но и здесь, на протяжении упомянутых речек и ручьев, это растение не дает сплошных зарослей. В то время как невысокий водораздел между Бугунью и Чаяном занят зарослями цитварной полыни, более высокий водораздел между Бугунью и Арысью в районе тракта Чимкент — Туркестан лишен зарослей. По Арыси распространение цитварной полыни начинается несколько восточнее этого тракта и впадения в Арысь Боролдая, по Бугуни — приблизительно в 20 км восточнее тракта Чимкент — Чаян в районе Чалдара, а по Чаяну — чуть севернее города Чаяна. Нет цитварной полыни в низовьях Арыси и в низовьях Бугуни, а по Сыр-дарьинской долине ее распространение ограничено узкой полосой, сжатой с запада песками Кызыл-Кумов и с востока тугайными лесами заливной части поймы на протяжении, примерно, 90 км на юг от устья Арыси.

Цитварная полынь не образует непрерывных насаждений, а строго локализована по профилю речной долины. На Бугуни и Чаяне ее заросли достигают наибольшего развития в центральных частях долины, постепенно редея и затем исчезая к вершинам водоразделов и к руслам рек.

Чем объясняется такая узкая локализация цитварной полыни? Она объясняется, прежде всего, историей происхождения этого растения, наложившей отпечаток на его экологию и географию. Цитварная полынь — *Artemisia cina* Berg — представляет собою одну из эколого-географических рас большого и чрезвычайно полиморфного линнеевского вида морской полыни — *Artemisia maritima* L. (*A. alba* Pall., *A. contra* Willd.), а поскольку эколого-географические расы узко локализованы в своем распространении то и ареал цитварной полыни ограничен тремя, да и то неполностью, районами Южноказахстанской области и одним районом Узбекской ССР, севернее Ленинабада (бывш. Ходжент). Насколько велико разнообразие морской полыни, показывает наличие среди нее камфороносного типа, описанного в свое время Л. Казакевичем (*A. maritima* ssp. *astrachanica* Kzkw.), эфирномасличного типа с лимонным запахом, отмеченного тем же автором (*A. maritima salina* Keller f. *citriodora* Kazak.) [1], и чрезвычайно похожей на цитварную полынь, также с лимонным запахом, *A. maritima* ssp. *balchanorum*, установленной И. М. Крашенинниковым. Сантонин, как действующее начало цитварной полыни, свойственен в разной степени всему виду морской полыни, ее эколого-географическим расам в северной Африке, в Афганистане и в Индии, с тем, однако, отличием, что ни в одной из них сантонин не содержится в таком сравнительно большом количестве (до 5%), как в среднеазиатской *A. cina* Berg. Второй фактор, ограничивающий территориальное распространение цитварной полыни внутри Средней Азии,— это отрицательное ее отношение к засоленности почвы. Цитварная полынь не выносит сильно засоленных почв (и плохо мирится даже с средним их засолением), на которых усиливается распространение солянок, анабазиса и других солевыносливых растений. Этими причинами объясняется отсутствие цитварной полыни на засоленных почвах в низовых Арыси, в нижнем течении Бугуни, на огромных степных пространствах вокруг Чилика и севернее его и на сильно засоленных низинах в низовьях Чаяна. Засоленность почвы, как эдафический фактор, была подмечена еще А. Шахназаровым и правильно учтена как существенно лимитирующая распространение цитварной полыни. Третий фактор, тоже эдафического порядка,— это механический состав почвы. Цитварная полынь, как и другие сопутствующие ей и сходные с ней экотипы морской полыни, не любит песчаных почв и предпочитает влагоемкие мелкоземистые лёссовые почвы. На песчаных участках в этом районе вместо *Artemisia maritima* селятся виды *Artemisia scoparia* W. et K. и реже — камфороносная полынь *Artemisia leucodes* Schrenk. Четвертый фактор связан с режимом увлажнения почвы. Цитварная полынь не выносит длительного затопления почвы, более чем в течение суток, и поэтому отсутствует вблизи русел рек, в затопляемых прирусловых частях долины (где попутно и засоленность почвы бывает более высокая), где ее сменяет другой близкий ей экотип той же морской полыни — *Artemisia serotina* Bge, называемый по местному «шагэр-джусан» [1]. Вместе с тем цитварная полынь не выносит и сильной сухости почвы, что было подмечено уже Шахназаровым в качестве фактора, ограничивающего распространение цитварной полыни в Казахстане.

---

[1] Поэтому зарисовка района распространения цитварной полыни в виде сплошного зеленого пятна на карте, приложенной к «Исследованиям зарослей цитварной полыни» А. Шахназарова, опубликованным в 1899 г., не отвечает действительности.

Она постепенно редеет при подъеме на склоны коренных берегов рек, ее нет на слишком возвышенных водоразделах и на возвышенностях ближе к Чимкенту и вообще в условиях сильно приподнятых рельефов южных районов Южноказахстанской области, где и климат суше и жарче, чем, например, в более северном Чаяновском районе. Она жмется к долинам рек и к саям, избегая, с одной стороны, затопляемых прирусловых зон и с другой стороны, высоких рельефов коренных берегов и водоразделов, сменяясь там близким ей экотипом той же морской полыни — *Artemisia valida* H. Krasch., называемым по-местному «боз-джусан», или белой полынью. Когда всматриваешься в топографию распределения зарослей цитварной полыни и задаешь себе вопрос, каким путем могло возникнуть это растение в качестве экотипа морской полыни, окаймленного в своем распространении, с одной стороны, шагэр-джусаном и, с другой стороны, боз-джусаном, похожим на нее и в то же время хорошо отличными в качестве промежуточного между ними экотипа, невольно напрашивается мысль, не возникала ли *Artemisia cina* гибридогенно от *Artemisia serotina* и *Artemisia valida*, в результате спонтанного скрещивания шагэр-джусана с боз-джусаном, имеющих к тому же и одинаковые числа хромосом ($2n = 18$, по подсчетам научного сотрудника ВИР В. И. Иванова).

---

[1] На нижней Волге название «чагер-джусан» относят к *Artemisia inodora* M. B.

Особенно похожей становится *A. cina* на *A. serotina* на поливных землях. Цитварная полынь реагирует исключительно благотворно на полив (при условии напуска воды не более чем на одни сутки), давая при поливе мощные крупные кусты, иногда поразительно похожие на *A. serotina*. В этом нам пришлось убедиться при обследовании цитварнополынных зарослей в 1939 г. в низовьях Чаяна на территории колхоза Джиэн-Кум на поливных землях. Сходство становилось настолько поразительным, что только по вкусу и запаху удавалось различить оба экотипа. И недаром местное население считает, что цитварная полынь, или, как оно ее называет, «дармина» и реже «кызыл-джусан» (красная полынь), перерождается на поливах в шагэр-джусан, а на сухих, выгоревших от солнца водоразделах, в боз-джусан, где в засохшем от солнца состоянии они становятся настолько похожими друг на друга, что не остается никакой возможности различать их по внешнему виду.

Образчик соцветий боз-джусана, собранный в районе Бугуни и Чаяна, дал, по исследованиям Ленинградского научно-исследовательского фармацевтического института, 2.9% сантонина по расчету на абсолютно-сухое вещество, что подтверждает возможность гибридогенного происхождения цитварной полыни от *A. valida* × *A. serotina*.

Перейдем теперь к отдельным деталям экологии цитварной полыни и распространения ее в степях Южного Казахстана. Как ни странно, но в ботанических исследованиях Южноказахстанской области и особенно в исследованиях М. В. Культиасова [2] уделено слишком скромное место характеристике распространения этого ценного медицинского растения, играющего не малую роль в экономике края. Нужно сказать, что и заготовительная система Управления химико-фармацевтической промышленности Наркомздрава СССР, собирающая из года в год «цитварное семя» для внутренних нужд и экспорта, также очень мало занималась сырьевой базой своего сантонинного хозяйства. И если бы кто-нибудь из любителей старины захотел посмотреть, как когда-то в России молотили цепами и жали серпом, то тому можно бы было порекомендовать съездить в Южный Казахстан «на дармину», где он увидел бы, в 1939 г., наряду со жнейкой, убирающей хлеб,— серп (урак), убирающий цитварную полынь, и наряду с молотилкой, обмолачивающей пшеницу и ячмень,— работу цепами, обмолачивающими дармину. Между тем еще А. Шахназаров писал, что «в 1896 г. жители с. Обручевки на Арыси применяли машинный способ уборки цитварной полыни посредством жатки Адрианс-Плат и работа на густых зарослях увенчалась успехом» (1. с., стр. 19). Я, лично, встречал не один массив зарослей цитварной полыни по Бугуни и Чаяну, чистых в такой степени, что требовалась лишь небольшая затрата рабочей силы и соответствующее наблюдение, чтобы очистить их от немногочисленных кустов ядовитого анабазиса (*Anabasis aphylla* L.) и сделать их пригодными для уборки жнейками, а не ураками.

М. В. Культиасов (1. с.) делит растительность северной части б. Ташкентского уезда и южной части б. Чимкентского уезда в треугольнике между Сыр-дарьей и Арысью на 8 вертикальных зон, из коих две, наиболее низменные по рельефу зоны, прилегают к Сыр-дарье: 1) зона солончаков между Сыр-дарьей и нижним течением Арыси и 2) зона растительности эфемеров, расположенная южнее предыдущей и подразделяющаяся на две подзоны: а) наиболее низменную, западнее Ташкента (там, где в треугольнике, образуемом Сыр-дарьей, меняется направление ее русла с северо-запада на север) и б) более возвышенную, занимающую основную территорию зоны и отграниченную от Сыр-дарьи песками или подходящую местами почти вплотную к самой реке. Цитварная полынь отсутствует на солонцах и в первой подзоне, наиболее низинной и наиболее засушливой, допускающей произрастание преимущественно эфемеров с большим количеством однолетников. Мелкие злаки и осоки — характернейшие представители этой растительности, заканчивающие свою вегетацию с прекращением весенних дождей и засыхающие с наступлением летней жары и засухи [*Carex Hostii* Schkuhr, *Poa bulbosa* L. var. *vivipara* Koch., *Bromus Danthoniae* Trin., *Taeniatherum (Hordeum) crinitum* (Schreb.) Nevski, *Eremopyrum (Agropyrum) hirsutum* (Bert.) Nevski и др.]. Цитварная полынь свойственна только второй подзоне, названной М. Культиасовым переходной полосой от зоны растительных эфемеров (с *Psoralea drupacea, Ferula foetida, Artemisia maritima, A. cina* и др.) к вышележащей зоне разнотравной сухой степи [с *Agropyrum trichophorum* (Link.) Richt., *Inula grandis* Schrenk, *Phlomis salicifolia* Rgl., *Convolvulus subhirsutus* Rgl. et Schmalh. и др.]

Про первую подзону у этого автора говорится, что «характерной ее чертой является эфемерность растений», среди которых почти нет таких, которые удлиняли бы свой вегетационный период на лето; к концу мая вегетационный период заканчивается нацело, «тогда как во второй подзоне (переходной полосе) растительность богаче по своему составу и с более длительным периодом вегетации». «Осадков здесь выпадает больше (в первой подзоне не более 250 мм в год), хотя летние осадки все-таки настолько ничтожны, что только немногие растения с глубокой корневой системой продолжают вегетацию летом, а развитие основной растительной массы прекращается. Без искусственного орошения земледелие здесь невозможно...» (l. c., стр. 112—113). Граница этой подзоны по Арыси представлена на карте М. Культиасова довольно точно и совпадает с нашими сведениями относительно границ распространения цитварной полыни, но севернее Арыси, на Бугуни, восточная граница слишком сдвинута к западу и показана неверно, хотя, впрочем, и сам автор оговаривается, что «за недостатком данных к северу от р. Боролдая границу зон установить точно не было возможности» (l. c., стр. 124).

Зона растительности эфемеров называется еще зоной глинистых пустынь с характерными для них мелкоземистыми, лессовыми, пылеватыми высокоплодородными почвами. Весной здесь — расцвет эфемеров с разнообразием красок, летом — однообразная серо-зеленая, полупустынная степь с разбросанными по ней зелеными кустами анабазиса, верблюжьей колючки (*Alhagi camelorum* L.), каперса (*Capparis spinosa* L.), высоких серо-зеленых кустов *Psoralea drupacea* и др. Цитварная полынь приурочена к северу этой подзоны, ибо там менее жарко и немного больше осадков. М. Культиасов пишет, что «средние данные количества годовых осадков Ташкента близки к таковым для Арыси, но для Арыси обращает на себя внимание более значительное количество осадков за летние месяцы (Ташкент за 20 лет в среднем за июль — август 16.3 мм, Арысь за 1909—1913 гг., в среднем за те же сроки 55.8 мм)». Однако не совсем ясно, почему все же нет цитварной полыни в соседней, расположенной выше по рельефу, зоне разнотравной степи, хотя бы на широте Арыси, севернее Чимкента? — Неужели выходы коренных пород и меняющаяся механическая структура почвы в сторону мелкогалечности и супесчанистости и произрастание здесь хорошо облиственных мезофильных типов травянистой растительности могли помешать распространению цитварной полыни, которая, по Шахназарову, действительно строго приурочена к суглинистым лессовым почвам и «избегает мест, где есть песок, хотя бы покрывающий поверхность почвы»? Или цитварная полынь не распространена здесь вследствие слишком высоких рельефов и глубокого залегания грунтовых вод при слабой влагоемкости песчаных и супесчаных почв, или ее нет здесь в силу исторических причин, связанных с происхождением ее в обстановке полынных полупустынных степей, откуда она еще не приспособилась выйти за пределы «своих родных земель?» Во всяком случае нам меньше понятно отсутствие ее здесь, чем на солонцах, или здесь же, в более высокогорных зонах типчаково-ковыльной степи, или в зоне кустарниково-древесной, расположенной ближе к вершинам Кара-Тау и Таласского Ала-Тау.

Более обстоятельное, хотя тоже очень краткое, описание условий произрастания цитварной полыни дают в ботанических исследованиях «Растительности Чимкентского уезда Сыр-дарьинской области» З. А. Минквиц и О. Э. Кнорринг [3]. На стр. 29 читаем, что с наступлением летней жары и засухи все однолетники эфемеры выгорают, а вместо них «появляются высокие дву- и многолетники с длинными корнями, углубляющимися в почву и притягивающими из глубины необходимое для себя количество подпочвенной влаги». Полынные степи исследованной ими части Чимкентского уезда авторы делят на: 1) суглинистые и 2) каменистые. «Во главе полынного сообщества суглинистой степи стоит серая полынь — *Artemisia maritima* L. и — в определенном районе уезда — *Artemisia cina* Berg., а в местах с супесчаной почвой, к западу от Чимкента, ближе к Сыр-дарье, а также ближе к высоким предгорьям, прибавляется в значительном количестве красностебельная полынь — *Artemisia scoparia* W. et K. В этом районе среди полынной степи обособляется заросль полыни *Artemisia cina* Berg., доставляющей цитварное семя и сантонин, имеющие такое важное в экономическом отношении значение для местного населения».

Что касается экономического значения цитварной полыни, то оно действительно велико и не только для местного населения, получающего от этой полыни большую статью дохода, но и для всего советского государства в целом, нуждающегося в ежегодных заготовках цитварного семени не только для внутренних потребностей, но и для экспортных целей, — поскольку *A. cina* нигде не растет, кроме как в СССР, и вряд ли будет расти — как экотип, приспособившийся к слишком узкому кругу внешних условий со специфическими требованиями к внешней среде. Поэтому к сообщениям о том, что *A. cina* культивируется в некоторых странах Средней Европы, нужно отнестись с недоверием. Если она не растет даже в зоне разнотравной сухой степи с каменистой супесчаной почвой (к западу от Чимкента и ближе к высоким предгорьям Кара-тау), соприкасающейся с суглинистой полынной степью, где «и физические условия почвы и орошение лучше» (как пишут Минквиц и Кнорринг), то где ей расти в условиях влажного климата центральной Европы, где зимой она должна выпревать, а летом, из-за отсутствия необходимой суммы температур и соответствующей длины дня, не давать вызревания семян?

На стр. 30 их работы читаем, что, «встречаясь в таких местах, где на глубине 45 см обнаруживается до 0,4% растворимых в воде солей, в том числе до 0,15% хлора, *A. cina*, повидимому, не боится некоторого количества хлора на сравнительно небольшой глубине». Правильность этого утверждения подтверждается встречаемостью цитварной полыни на солонцеватых почвах котловин, где она хотя и дает разреженные насаждения, но растения вырастают нормальными по росту и развитию, до 60 и даже до 70 см высотой. При этом там, где почва более соленая — цитварная полынь редеет. Где растет солянка *Salsola lanata* Pall., там цитварной полыни больше и она сильнее, но там где ее сменяет солянка *Salsola crassa* M. B., — там цитварная полынь встречается реже или совсем исчезает, равно как исчезает и там, где развивается сплошной покров из *Halocharis hispida* (CAM) Bge. Это следует связать с различной степенью засоленности почвы, что противоречит данным М. М. Ильина (сборник «Сорные растения СССР», II, стр. 141—142), указывающего, что *Salsola crassa* «произрастает на злостных солончаках», а *S. lanata* характеризует «высшую степень осолонения почвы, граничащую с полным отсутствием растительности и мощными выцветами солей».

Крайняя сухость воздуха и почвы составляет основную особенность условий произрастания цитварной полыни в период летней засухи и зноя в Средней Азии. В борьбе за воду складывается весь жизненный круг этого растения, его морфологическая структура, экология и география. Из-за засухи оно не идет далеко к югу, поскольку там жарче и суше, чем в более северных районах Южноказахстанской области. Цитварная полынь пострадала от суховеев на Арыси и южнее в 1939 г. сильнее, чем севернее на Бугуни и Чаяне, а южнее Ташкента экспедиция Наркомзема и Наркомздрава СССР совершенно была лишена возможности произвести обследование массива, выгоревшего до неузнаваемости от суховеев.

По этим же причинам цитварная полынь избегает песчаных и супесчаных почв, поскольку они менее влагоемки, чем суглинки, что в условиях ничтожного количества выпадающих летом осадков приобретает особое значение. По этим же причинам цитварная полынь избегает высоких рельефов, где уровень грунтовых вод глубже и влажность почвы ниже. Она не любит избыточно засоленных почв, оказывающих помимо вредного химического влияния, также осмотическое противодействие всасыванию воды корнями полынного растения.

Так, в 1939 г. нам неоднократно приходилось наблюдать, что более сильный вред причиняется цитварной полыни суховеями на солонцеватых почвах, чем по соседству на менее засоленных. В то же время на склонах коренных берегов долин рек, особенно с южной экспозицией, цитварная полынь в 1939 г. больше пострадала от суховеев, чем на плато водораздела между Бугунью и Чаяном, несмотря на ксероморфную структуру самого растения (серо-зеленая окраска листьев, их мелкие размеры, смолистость и наличие в них эфирного масла) и высокую всасывающую силу корней.

Цитварная полынь использует малейшие преимущества, способствующие сохранению влаги в почве. Одним из них является взрыхленное состояние поверхности почвы, при котором цитварная полынь во всех случаях развивается лучше, чем на почвах более уплотненных, с образовавшейся коркой. При этом, если среди кустов полыни растут на таких почвах эфемеры, образовавшие покров из засохшей травы, выгоревшей от солнца и приобревшей белесоватый цвет (*Poa bulbosa, Taeniatherum crinitum, Bromus Danthoniae, Eremopyrum cristatum* и *Carex Hostii*), то цитварная полынь в этих случаях выглядит более зеленой, более развитой, менее пострадавшей от засух. Это объясняется тем, что почва под покровом таких засохших трав менее прогревается солнцем и менее иссушается; белесоватый сухой травяной покров отражает солнечные лучи, и цитварная полынь в таких случаях получает несколько больше влаги из почвы.

Местная заготовительная организация «Союзлексырья» произвела осенью 1938 г. местами культивацию полынных зарослей в целях разрыхления поверхности почвы, но весной не побороновала эти участки, и почва меж дернин полыни оказалась оголенной и с коркой. На таких участках цитварная полынь росла хуже, чем на некультивированных, и идея культивации оказалась временно скомпрометированной. Поэтому, в целях сохранения влаги в почве, необходимо содержать поверхность почвы в разрыхленном состоянии, а еще лучше — поддерживать путем подсева семян такую полноту насаждения полыни, чтобы она давала сомкнутый покров и оберегала собою поверхность почвы от иссушающего действия прямых солнечных лучей.

Природные полынные степи служат пастбищами для местного населения. Мелкий рогатый скот (овцы и козы) не уплотняют сухие суглинки, а, наоборот, своими острыми копытами рыхлят поверхностный слой почвы и выполняют до известной степени культивацию. На таких разрыхленных участках, как мы заметили, цитварная полынь растет лучше, чем на невзрыхленных участках. При этом мы заметили на Чаяне, что с цитварной полынью очень мирно уживается местная дикая синяя люцерна (*Medicago sativa* L. ssp. *coerulea*), охотно объедаемая овцами и оставляемая ими в виде стелющихся зеленых розеток между дернин полыни. Люцерна берет влагу из более глубоких слоев почвы, чем цитварная полынь, и своими стелющимися ветками с зелеными листьями прикрывает почву и защищает ее от солнечного прогрева. В связи с этим напрашивается создание пастбищного полынно-люцерного типа хозяйства с цитварной полынью вместо природных зарослей с колючими: эбелеком (*Ceratocarpus arenarius* L.) и джантаком (*Alhagi camelorum* Fisch.).

При высокой всасывающей силе корней, при относительно высокой влагоемкости суглинков и при исключительно экономном расходовании воды через испарение — цитварная полынь может довольствоваться самыми скромными запасами воды в почве, какие дает ей природная обстановка южноказахстанских полынных полупустынь. И если бы не суховеев («гармсили»), не было бы выжженных солнцем участков цитварной полыни, несмотря на ничтожное количество выпадающих осадков. Применяемый в некоторых колхозах однократный полив цитварной полыни дает до 80—95% прибавки урожая цитварного семени с улучшением его товарных качеств.

Однократный (и однодневный) полив, не отнимая большого количества воды от развивающегося в том же крае хлопководства, дает колоссальную прибавку урожайности, какую и может только дать скромная в своих требованиях к воде цитварная полынь. Даже в сильно сгущенной заросли, имевшей 15 растений на 1 м², дающей обычно заметное снижение урожайности — как с площади, так и по продуктивности одного растения — и там полив увеличил в два раза продуктивность растений по сравнению с неполивными участками 1-й категории. В разреженных зарослях 3-й категории цитварная полынь развивает часто сильные, урожайные кусты, превышающие по продуктивности растения в зарослях 1 и 2-й категорий. Полив сглаживал и эти различия.

Необходимо только при планировании заготовок цитварного семени позаботиться о том, чтобы колхозы, располагающие на своих землях зарослями «дармины», не перегружались со стороны земельных органов посевами хлопчатника, как это было до настоящего времени в результате недооценки роли дарминного хозяйства в общей системе сельского хозяйства края. Нужен хлопчатник, но нужна и цитварная полынь для оздоровления населения нашей страны и для экспорта.

Литература

[1] Казакевич Л. И. и Соболевская О. Ю., Дикие душистые растения Нижнего Поволжья и их эфирные масла, Журн. оп. агрономии Юго-востока, т. V, вып. 2, Саратов, 1928.— [2] Культиасов М. В., Вертикальные растительные зоны в западном Тянь-шане, Бюллетень Ср.-аз. гос. университета, Ташкент, №№ 14 и 15, 1926—1927. [3] Минквиц З. А. и Кнорринг О. Э., Труды почвенно-ботанических экспедиций Переселенческого управления Гл. упр. землеустройства и земледелия, ч. 2, № 4, СПб., 1910.

Всесоюзный институт растениеводства

ТОМ 29 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1944 №4
TOME 29 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1944 № 4

И. В. ПАЛИБИН

Р. И. Шода (1865—1934)

По поводу 10-летия со дня смерти

I. V. PALIBIN

R. H. Chodat (1865—1934)

On the 10th anniversary of his death

(Получено 7.II.1944)

Член-корреспондент Академии Наук СССР, профессор Женевского университета Роберт Ипполит Шода (R. H. Chodat), скончавшийся 29 апреля 1934 г., принадлежал к числу наиболее видных деятелей европейской ботанической науки.

Р. Шода родился 6 апреля 1865 г. в Швейцарии, в Мутье Грандваль (Бернская Юра), в семье научного работника. Его мать происходила из ученой семьи Gagnebin de la Ferrière — сотрудника Линнея и А. Галлера (1708—1777), известного швейцарского натуралиста и поэта.

Шода, по окончании колледжа в Бьение, сначала избрал фармацевтическую специальность, но затем, поступив в Женевский университет, заинтересовался ботаникой, изучению которой и посвятил свою жизнь. В 1886 г. Шода получает степень баккалавра, а через год представляет докторскую диссертацию под названием «Notice sur les Polygalacées et Synopsis des Polygala d'Europe et d'Orient» (1887). С 1888 г. Шода начинает чтение курса морфологии растений в Женевском университете. В течение ряда лет он подготовляет себя к профессорской деятельности, работая в ботанических институтах Швейцарии, Англии и Франции, после чего он заменяет в Женевском университете проф. Иоганна Мюллера по кафедрам систематики растений и медицинской ботаники. В 1900 г. он получил также и кафедру проф. Тюри. С этого времени Шода создает ботаническую лабораторию, быстро получившую широкую известность во всем научном мире.

Превосходный лектор, так же искусно владеющий словом, как и рисунком для учебной доски, Шода в короткое время успевает сделать ботаническую аудиторию в Женевском университете наиболее посещаемой не только студенчеством, но и многими любителями природы и иностранными учеными. В стенах Ботанического института и университетской аудитории нашли удовлетворение своим научным запросам ряды учащейся молодежи из всех стран мира; в их среде всегда было много славян и в том числе русских.

Занятия в лаборатории Шода тесно связывал с работой в поле. Профессор не только знакомил молодежь с прекрасной флорой Швейцарии и прилегающих районов Франции, но также привлекал ее к участию в организуемых им экскурсиях в каникулярное время в другие страны Европы. Шода со своими учениками в весенние каникулы обычно экскурсировал в южных областях Франции, в Испании, Португалии, на о-вах Майорке и Корсике. Результаты этих научных поездок обрабатывались под непосредственным его руководством и составили серию работ ботанико-географического характера.

Лично Шода интересовался изучением южноамериканских растений; с целью ознакомления с природой южноамериканского континента он в 1914 г. сделал экскурсию в Парагвай. Побывал он затем и в некоторых районах Северной Америки в связи с международным ботаническим конгрессом 1926 г.

Независимо от этих больших экскурсий Шода успел побывать во многих местах Европы, участвуя в ботанических съездах и конгрессах, где он всегда являлся одним из наиболее активных членов.

С 1915 г. Шода принимает на себя управление Ботаническим садом «Линнея», находящимся в горах Валлийского кантона. Здесь он создает лабораторию по изучению биологии альпийских растений, в работе которой принимают участие многие видные ученые.

Другим важным актом деятельности Шода является присоединение к университету ценнейшего гербария и обширной библиотеки покойного Эдмунда Буассье (E. Boissier), находившихся до 1915 г. в Шамбези (близ Женевы), в особом Ботаническом институте, известном под именем «Гербарий Буассье». С этого времени директор Ботанического института в Женеве стал называться «директор Ботанического института и Гербария Буассье».

Ботанический институт в Женеве не имеет своего ботанического сада, но имеет возможность пользоваться исключительно важной по ценности коллекцией живых растений — чистых культур водорослей и гонидий лишайников, заложенной еще в 1896 г. и заключающей ныне более чем 350 рас зеленых водорослей, культивируемых в искусственной среде. Эта коллекция представляет результат многолетних работ Р. Шода и его сына проф. Ф. Шода в области биологии, систематики и морфологии зеленых водорослей, где покойному ученому принадлежат большие заслуги.

Научная деятельность Шода охватывала все области ботанических знаний и касалась как современных растений, так и ископаемых. Он интересовался вопросами систематики и ботанической географии растений как средиземноморских стран, так и южноамериканских. Большую часть времени он всегда уделял изучению низших споровых растений. Особенно важны его труды в области микробиологии и в частности по растительным ферментам.

С 1900 г. Шода начинает работать по изучению окислительных ферментов совместно с А. Н. Бахом, ныне академиком. Академии Наук СССР. Результатом их многолетней работы явилась стройная система Баха и Шода, по которой окислительные ферменты состоят из двух компонентов: органической перекиси (оксигеназы) и веществ, стимулирующих перекись (пероксидазы). Эта теория дала толчок ряду ученых к разработке вопросов об окислителях.

Ряд работ Шода и его учеников по изучению растительных ферментов и в особенности роли тирозиназы составил эпоху в истории изучения ферментативных процессов.

В течение своей научной деятельности Шода написал 472 научных труда по различным вопросам ботанической науки и в том числе классический учебник ботаники —«Principes de botanique», вышедший тремя изданиями и являющийся одной из лучших книг по изложению основных законов растительной биологии.

В своих исследованиях Шода всегда стоял на платформе точного знания, предостерегая своих учеников от увлечения теориями, не основанными на строго научных данных.

Шода был не только профессором и хорошим ученым, но в то же время и видным общественным деятелем; ряд лет он был ректором, оказавшим большие услуги своему университету и Женевскому ботаническому обществу. Ему было присвоено звание доктора от четырех университетов, он состоял членом-корреспондентом пяти академий и членом многих ученых обществ мира. В его лице мировая наука понесла утрату не только многостороннего неутомимого ученого, отдавшего ботанической науке 47 лет работы, но и научного работника, оказавшего огромные услуги распространению ботанических знаний во всех странах мира и в том числе на нашей родине.

Глубокие идеи, вложенные в труды Шода, несомненно послужат на пользу не одному поколению ученых, работающих в различных отраслях ботанических знаний.

Ботанический институт
Академии Наук СССР